

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



COLÉMBOLOS (HEXAPODA, COLLEMBOLA) DE LA ANTÁRTIDA:
UNA APROXIMACIÓN ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA
PARA LA COMPRENSIÓN DE SU PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN

TESIS DOCTORAL

Natalia Enríquez Miranda
Madrid, 2017

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



**COLÉMBOLOS (HEXAPODA, COLLEMBOLA) DE LA ANTÁRTIDA:
UNA APROXIMACIÓN ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA PARA LA
COMPRENSIÓN DE SU PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN**

Memoria para optar al Grado de Doctora en Biología y Ciencias de la Alimentación

Presentada por

Natalia Enríquez Miranda

Dirigida por

Dra. M^a José Luciáñez Sánchez

Madrid, 2017

Diseño de portada y maquetación: Natalia Enríquez Miranda

Ilustraciones y fotografías: Natalia Enríquez Miranda

A mis padres

A mi tío Toni

In memoriam

*"Aunque el resplandor que una vez fue tan luminoso
sea ahora retirado para siempre de mi vista,
aunque nada pueda devolver la hora
del esplendor en la hierba, de la gloria entre las flores;
no lloraremos, sino que encontraremos
fuerza en lo que queda atrás;
en la comprensión original
que al haber sido una vez debe permanecer para siempre"*

William Wordsworth

...y a todos los expedicionarios y científicos que han arriesgado su vida por encontrar respuesta a sus inquietudes.

"No hay nada más engañoso que un hecho obvio"

Arthur Conan Doyle

AGRADECIMIENTOS

No puedo evitar emocionarme al escribir estas palabras, especialmente cuando pienso en todo el camino recorrido hasta llegar a este punto, en todas las complicaciones superadas, en las personas que he tenido la gran suerte de conocer, en las experiencias vividas y en lo mucho que he aprendido.

Tengo tanto que agradecer, y a tantas personas, que necesitaría otro volumen solamente para esta tarea. Sin embargo, voy a intentar ser lo más breve posible.

En primer lugar, agradezco a mi directora de tesis, la Dra. M^a José Luciáñez, por la confianza depositada en mí, tanto a nivel personal como científico. Siempre me ha mostrado su apoyo. He aprendido mucho de su labor profesional.

Quiero agradecer a mi otro director (en la sombra), el Dr. Pablo Tejedo, que siempre ha tenido las puertas de su despacho abiertas para atenderme. Agradezco su rigor científico, sus consejos, y su asesoramiento en algunas técnicas estadísticas que me han resultado de gran utilidad. Me hubiera encantado que formara parte de la dirección de esta tesis de forma oficial.

Agradezco al Dr. Javier Benayas, por animarme a no desistir, por mostrarme su apoyo, y por embarcarme en un proyecto que ha sido fascinante.

Gracias al Dr. Luis Pertierra, por sus ánimos, y por resolver mis dudas con respecto a *Poa pratensis* L.

También quiero agradecer a la Dra. Penelope Greenslade su implicación en la identificación de *Mucrosomia caeca* (Wahlgren, 1906), y su predisposición para responder a diversas cuestiones relacionadas con los Colémbolos.

Agradezco al Dr. Guillermo San Martín sus explicaciones del manejo de la cámara clara, que tan útil me ha resultado, y su generosidad y amabilidad, acogiéndome en el Laboratorio de Biología Marina; maravilloso por su gente. Gracias a todos.

Gracias también a los laboratorios de la Universitat de València, Universidad de Castilla La Mancha y Agroalimentario de Granada, por su implicación en los análisis de suelos.

No quiero olvidarme de Simeón Sánchez, mi profesor de Filosofía en el instituto, al que agradezco su profundo amor por la enseñanza y la lectura, lo que sin duda me ha marcado como persona.

Me siento muy afortunada de haber podido disfrutar del fantástico equipo docente de la Universidad Autónoma de Madrid, que tanto ha contribuido a incrementar mi pasión por la ciencia. No tengo palabras para agradecer todo lo que he aprendido desde los primeros años de licenciatura. Gracias en especial al Dr. Vicente Mazimpaka, por transmitirme su pasión por los briófitos, al Dr. Ildefonso Bonilla, por sus historias de historia, al Dr. Roberto Gamarra, por lo mucho que disfruté haciendo el herbario, al

Dr. José Luis Viejo, por los espléndidos viajes por la historia de la ciencia que me ha brindado, al Dr. Arturo Morales, por hacerme disfrutar en sus clases, y a la Dra. Eufrosia Roselló, por aportarme otra visión de los "Vertebrados". Gracias también a mis compañeros de carrera por contribuir a esta experiencia magnífica llamada Biología.

Tengo que hacer una mención especial para todos los investigadores/profesores del Departamento de Zoología de la Universidad Autónoma de Madrid, por sus ánimos y consejos, y por hacerme sentir como en casa.

Agradezco a mis padres todo, especialmente su apoyo en las decisiones que he tomado siempre. Gracias a Andrés por los momentos vividos, por su cariño, comprensión y ayuda. Gracias también a mis hermanitos, por sus enseñanzas y por las risas que tan bien se nos dan. Gracias a mis sobrinos por los momentos *emoji*, los disfraces de momia, los juegos de palabras imposibles, y fundamentalmente por su alegría. Gracias a mi familia por su apoyo, y a todos mis amigos porque hacen que la vida resulte más divertida.

RESUMEN

Colémbolos (Hexapoda, Collembola) de la Antártida: Una Aproximación Ecológica y Biogeográfica para la Comprensión de su Patrón de Distribución

La distribución espacial de los Colémbolos depende de numerosos factores edáficos y ambientales, motivo por el cual suelen seguir un patrón de presencia irregular, con individuos que aparecen concentrados en determinados parches en el suelo. Por lo tanto, el estudio de dichos factores es crucial para poder analizar la distribución potencial para las distintas especies que conforman este grupo taxonómico en la Antártida. A nivel regional, estos factores se combinan con otras variables, como son la dispersión y la vicarianza, los cuales han contribuido a formar el patrón de distribución de los Colémbolos en tiempos pasados.

Tanto el actual escenario de cambio climático, con un incremento de la temperatura media atmosférica de 1 a 3° C, especialmente en la Península Antártica, como el esperado aumento de la presencia humana en la Antártida, debido al auge del turismo experimentado en las últimas décadas y a la actual intensificación de las actividades de los diferentes Programas Nacionales Antárticos, ejercen una presión significativa sobre las comunidades colembológicas de esta región. A estas amenazas, se sumaría el riesgo de nuevas introducciones de especies de Colémbolos exóticas, e incluso la posible translocación de ejemplares de estas especies nativas y no nativas entre diferentes localidades antárticas.

Hasta el momento, la fauna colembológica no se ha estudiado en determinadas áreas que se analizan en esta tesis doctoral. Tampoco se ha analizado el patrón de distribución global de estos microartrópodos en todas las regiones antárticas, ni el impacto sobre este grupo taxonómico derivado de la introducción de especies de plantas invasoras en el pasado.

Para solventar estas cuestiones, la presente investigación establece la composición faunística de Colémbolos en la Antártida, determinando los grupos de especies que tienden a aparecer juntas, y explorando las similitudes y diferencias de las tres divisiones biogeográficas de la Antártida en base a la composición colembológica. Estos estudios permiten confirmar que la riqueza de especies de Colémbolos en la Antártida se distribuye siguiendo un gradiente latitudinal, desde las islas subantárticas hasta el continente, presentando en las primeras un mayor número de especies, y que la presencia de la Línea de Gressitt diferencia claramente la región continental de las regiones subantártica y marítima, las cuales comparten numerosas especies de Colémbolos. Además, se identificaron ocho agrupamientos básicos de especies en función de la localización geográfica, los cuales poseen un enorme interés para predecir los taxones que podrían estar presentes en una localidad determinada únicamente conociendo su ubicación.

Aprovechando la exhaustiva base de datos generada, se determina la distribución espacial de las especies exóticas de Colémbolos presentes hasta el momento en la Antártida. Las especies exóticas son más numerosas en las regiones subantártica y marítima, en concreto en la Isla Macquarie (subantártica) y las Islas Shetland del Sur (marítima), confirmando que los censos de especies no nativas siguen aumentando en la Antártida. En este sentido, destacar que en esta tesis se cita por primera vez en la Antártida la especie exótica *Ceratophysella succinea* (Gisin, 1949).

Se identifican así mismo las principales especies presentes en diferentes enclaves de la Antártida marítima, determinando los caracteres claves para su identificación y aportando ilustraciones originales para la identificación de *Archisotoma brucei* (Carpenter, 1907).

Los parámetros edáficos y ambientales fundamentales que explican los patrones de riqueza, abundancia y diversidad de los Colémbolos en la Antártida marítima a nivel local fueron analizados aplicando diferentes técnicas estadísticas. En este sentido, se evalúa de forma específica la hipótesis de que la elevada temperatura edáfica, existente en ciertas zonas con anomalías geotermales en Isla Decepción, favorece el establecimiento de especies exóticas de latitudes bajas. Ello haría que estos enclaves se constituyan como refugios térmicos en la Antártida, propensos a favorecer el establecimiento de especies exóticas. Sin embargo, los resultados obtenidos mostraron que no se observa una tendencia clara entre el estatus de exótico y una mayor presencia en zonas con anomalías térmicas positivas, encontrándose en estas zonas tanto especies propias de la Antártida marítima como otras que no lo son. De igual forma, se establecen las preferencias de los Colémbolos por diferentes microhábitats, para analizar su plasticidad ecológica en la Antártida marítima. A través de estos estudios, se confirma el carácter oportunista de este grupo taxonómico, ya que se obtuvieron numerosas especies eurioicas, es decir, que están presentes en una amplia variedad de los hábitats disponibles.

Finalmente, se emplea este grupo taxonómico como bioindicador de los efectos del impacto humano en el medio antártico a través de dos casos de estudio, uno dedicado a comparar la vulnerabilidad frente al pisoteo de dos senderos turísticos situados en la Isla Barrientos, y otro en el que se analiza el impacto sobre la comunidad edáfica de la presencia de una gramínea exótica *Poa pratensis* L. tras más de 60 años desde su introducción. En ambos casos se confirmó la utilidad del uso de los Colémbolos como indicadores de impacto humano en la Antártida, dado que la composición faunística se ve influida por la alteración de la estructura del suelo como consecuencia del pisoteo de los visitantes antárticos, y como consecuencia de la introducción de especies de plantas exóticas. Ante la amenaza de las bioinvasiones, se proponen una serie de estrategias para evitar la llegada de nuevas especies de Colémbolos exóticos, ya que se considera que esta es la única medida eficaz frente a este desafío global.

ABSTRACT

Collembola (Hexapoda, Collembola) from Antarctica: An Ecological and Biogeographical Approach to Understanding its Distribution Pattern

Collembola spatial distribution depends on many edaphic and environmental factors, and therefore this taxon often follows an irregular presence pattern with individuals that appear concentrated in certain soil patches. Consequently, the study of these factors is crucial to analyze the potential distribution of Antarctic species. At a regional level, these factors are combined with other variables, such as dispersion and vicariance, which have contributed to form the springtails distribution pattern in the past.

A considerable pressure on the Collembola communities is increasing because of climate change and human impact. The current climate change scenario, especially in Antarctic Peninsula, is a first factor of change for communities, with an increase in average atmospheric temperature of 1 to 3° C. The second one, is the increase in human presence in Antarctica, especially due to the tourism boom experienced in recent decades and the present intensification of the activities of the different National Antarctic Programs. Also, to these threats would be added the non-native Collembola species transfer between different Antarctic locations.

To date, the Collembola fauna has not been studied in some locations that have been analyzed in this research. In addition to this, the global distribution pattern of these microarthropods for all Antarctic regions and the effect of the introduction of invasive plant species in the past over this taxonomic group are analyzed for the first time.

To solve these issues, the present research establishes the composition of Antarctic Collembola, determining the groups of species that tend to appear together and exploring the similarities and differences of the three biogeographic divisions of Antarctica based on the Collembola composition. This research confirms that the Collembola species richness in Antarctica is distributed following a latitudinal gradient, from the subantarctic islands to the continent, with a greater number of species in the first location. The Gressitt Line clearly differentiates the continental region and the subantarctic and maritime regions, which share numerous species of springtails. Furthermore, eight basic sets of species were identified according to geographic location. These groups have a great interest for predicting the taxa that could be present in a given locality only knowing its location.

Taking advantage of the generated database, the spatial distribution of the exotic species of Antarctic Collembola is determined. Non-indigenous species are more numerous in the sub-Antarctic and maritime regions, specifically in Macquarie Island (subantarctic) and South Shetland Islands (maritime), confirming that non-native census species continue increasing at Antarctica. In this sense,

the exotic species *Ceratophysella succinea* (Gisin, 1949) is cited for the first time in Antarctica in this research.

The main species present in different maritime Antarctic locations are identified. Also, the key characters for identification were established, providing original illustrations for the identification of *Archisotoma brucei* (Carpenter, 1907).

The essential edaphic and environmental parameters that explain the patterns of richness, abundance and diversity of springtails in maritime Antarctic at the local level were analyzed using different statistical techniques. In this respect, the hypothesis that the high soil temperature, in geothermal anomalies at Deception Island, favors the establishment of exotic species from low latitudes was specifically evaluated. Therefore, these areas would be used as thermal refuges in Antarctica likely to favor the establishment of non-native species. However, the results showed that there is no clear trend between the exotic status and a greater presence in areas with positive thermal anomalies, being these areas suitable both for species from maritime Antarctic and species from other locations. Likewise, the Collembola preferences by different microhabitats are established, and it is analyzed their ecological plasticity in maritime Antarctica. These studies confirm the opportunistic nature of this taxonomic group, since numerous eurytopic species were obtained, appearing in most substrates.

Finally, this taxonomic group is used as a bioindicator of the human impact in the Antarctic environment through two case studies, one dedicated to comparing the vulnerability to trampling of two tourist footpaths located in Barrientos Island, and another in which it is analyzed the impact on the soil microarthropod communities by the presence of the exotic grass *Poa pratensis* L., after more than 60 years since its introduction. In both cases, the usefulness of the Collembola fauna as indicators of human impact in Antarctica was confirmed, since the fauna composition is influenced by the alteration of the structure of the soil as a result of the trampling of the Antarctic visitors, and as a consequence of the introduction of non-native plant species. Faced with the threat of bioinvasions, a series of strategies are proposed to avoid the arrival of new exotic species of Collembola, which is considered the only effective measure to deal with this global challenge.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

CAPÍTULO 1. DISEÑO DE LA TESIS DOCTORAL.....	1
1.1. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN	5
1.2. CUESTIONES PRINCIPALES DE LA INVESTIGACIÓN.....	6
1.3. OBJETIVOS DE LA TESIS DOCTORAL	6
1.4. DISEÑO DE LA INVESTIGACIÓN.....	7
1.5. ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	7
CAPÍTULO 2. INTRODUCCIÓN.....	9
2.1. BREVE CRONOLOGÍA DE LOS PRIMEROS ESTUDIOS DE LOS COLÉMBOLOS ANTÁRTICOS.....	13
2.2. LOS COLÉMBOLOS ANTÁRTICOS	16
2.3. AMENAZAS PARA LA CONSERVACIÓN DE ESTE GRUPO TAXONÓMICO.....	21
CAPÍTULO 3. ZONAS DE ESTUDIO	25
3.1. ISLAS SHETLAND DEL SUR	30
3.1.1. ISLA BARRIENTOS.....	31
3.1.2. ISLA GREENWICH.....	32
3.1.3. ISLA LIVINGSTON	33
3.1.4. ISLA DECEPCIÓN.....	35
3.2. PENÍNSULA ANTÁRTICA.....	40
3.2.1. ISLA CUVERVILLE.....	41
3.2.2. PUNTA CIERVA	42
3.3. REGIÓN SUBANTÁRTICA.....	43
3.4. REGIÓN CONTINENTAL	43
3.5. EDAFOLOGÍA.....	45
3.5.1. PROCESOS DE FORMACIÓN	46
3.5.2. COMPOSICIÓN Y TEXTURA.....	46
3.5.3. TIPOS DE SUELOS EN LA ANTÁRTIDA.....	47
3.5.3.1. Suelos de origen biológico.....	47
3.5.3.2. Suelos geotermales	48
CAPÍTULO 4. MATERIAL Y MÉTODOS.....	51
4.1. RECOLECCIÓN DE LAS MUESTRAS	55
4.2. MEDIDAS DE PARÁMETROS EDÁFICOS	64
4.2.1. MATERIA ORGÁNICA Y CARBONO ORGÁNICO	65
4.2.2. CONDUCTIVIDAD ELÉCTRICA Y PH	65
4.2.3. CONTENIDO TOTAL EN FÓSFORO, NITRÓGENO Y CARBONATOS	66
4.2.4. HUMEDAD DEL SUELO	66

4.2.5. CARBONO DE LA BIOMASA MICROBIANA.....	66
4.2.6. ACTIVIDAD DE LAS ENZIMAS UREASA, FOSFATASA ALCALINA, β -GLUCOSIDASA Y DESHIDROGENASA	66
4.2.7. RESPIRACIÓN BASAL DEL SUELO	66
4.2.8. TEMPERATURA.....	67
4.2.9. RESISTENCIA A LA PENETRACIÓN.....	67
4.2.10. COBERTURA VEGETAL.....	67
4.2.11. PROFUNDIDAD DEL SUELO	67
4.3. MEDIDAS DE PARÁMETROS AMBIENTALES	67
4.3.1. ALTURA DE LA PLANTA	67
4.3.2. PENDIENTE	68
4.3.3. ALTITUD, ORIENTACIÓN Y HUELLA HUMANA.....	68
4.4. EXTRACCIÓN, PREPARACIÓN E IDENTIFICACIÓN DE COLÉMBOLOS	68
4.5. MAPAS.....	70
4.6. BASE DE DATOS.....	70
4.7. ANÁLISIS DE DATOS	71
4.7.1. ÍNDICES DE DIVERSIDAD	72
4.7.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	73
4.7.2.1. <i>Análisis de la asociación e independencia entre variables</i>	73
4.7.2.2. <i>Análisis multivariantes</i>	74
CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DE LA RIQUEZA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS COLÉMBOLOS EN LA ANTÁRTIDA	77
5.1. PATRÓN ESPACIAL DE LA RIQUEZA DE LOS COLÉMBOLOS EN LA ANTÁRTIDA.....	82
5.2. REGIONALIZACIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LA ANTÁRTIDA BASADA EN LA COMUNIDAD DE COLÉMBOLOS.....	88
5.3. AGRUPAMIENTO DE COMUNIDADES COLEMBOLÓGICAS ANTÁRTICAS.....	89
CAPÍTULO 6. ESTUDIO FAUNÍSTICO DE LOS COLÉMBOLOS DE LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA	95
6.1. PANORÁMICA GENERAL DE LAS ESPECIES DE COLÉMBOLOS REGISTRADAS	99
6.2. DESCRIPTIVA DE LAS ESPECIES DE COLÉMBOLOS IDENTIFICADAS.....	102
CAPÍTULO 7. COLÉMBOLOS DE ISLA BARRIENTOS. PRIMER CENSO Y EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN SU DISTRIBUCIÓN.....	143
7.1. VARIACIÓN DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE COLÉMBOLOS EN FUNCIÓN DEL TIPO DE SUSTRATO.....	149
7.2. VARIACIÓN DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE COLÉMBOLOS EN RELACIÓN A LAS VARIABLES AMBIENTALES	152
7.3. DISTRIBUCIÓN DE LOS COLÉMBOLOS EN ISLA BARRIENTOS EN FUNCIÓN DE LOS PARÁMETROS ANALIZADOS	156

CAPÍTULO 8. COLÉMBOLOS DE ISLA DECEPCIÓN. EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE ESTE GRUPO ANIMAL, CON ESPECIAL ATENCIÓN A LAS PREFERENCIAS DE TEMPERATURA EN LOS AMBIENTES GEOTERMALES DE LA ISLA.....	159
8.1. EVALUACIÓN DE LA PREFERENCIA DE HÁBITAT DE LA ESPECIE EXÓTICA <i>HYPOGASTRURA VIATICA</i> (COLLEMBOLA, HYPOGASTRURIDAE) EN BAHÍA BALLENEROS, ISLA DECEPCIÓN	163
8.2. EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS COLÉMBOLOS EN LA ISLA DECEPCIÓN	167
8.2.1. ANÁLISIS DE LAS PROPIEDADES EDÁFICAS EN FUNCIÓN DE LA TEMPERATURA	170
8.2.2. VARIACIÓN DE LA RIQUEZA, ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE COLÉMBOLOS EN RELACIÓN A LAS VARIABLES AMBIENTALES.....	171
8.2.2.1. Influencia de los microhábitats en las especies de Colémbolos registradas	182
8.2.2.2. Influencia de la temperatura del suelo en las especies de Colémbolos registradas	184
CAPÍTULO 9. LOS COLÉMBOLOS COMO INDICADORES DEL IMPACTO HUMANO EN LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA	189
9.1. EVALUACIÓN DEL IMPACTO TURÍSTICO EN SENDEROS DE ISLA BARRIENTOS	195
9.1.1. ANTECEDENTES DE LA INVESTIGACIÓN	195
9.1.2. RESULTADOS OBTENIDOS	197
9.1.3. GESTIÓN DE LOS SENDEROS EN BASE A LOS PARÁMETROS ANALIZADOS Y LA COMPOSICIÓN DE COLÉMBOLOS.....	202
9.2. CONSECUENCIAS PARA LA FAUNA EDÁFICA AUTÓCTONA DE LA INTRODUCCIÓN DE LA GRAMÍNEA INVASORA <i>POA PRATENSIS</i> L.	204
9.2.1. ANTECEDENTES DE LA INVESTIGACIÓN	204
9.2.2. RESULTADOS OBTENIDOS	205
9.2.2.1. Propiedades del suelo	205
9.2.2.2. Propiedades de la colonia de <i>P. pratensis</i>	207
9.2.2.3. Propiedades de la fauna edáfica	207
9.2.2.4. Proceso de eliminación de <i>P. pratensis</i>	208
9.2.3. DISCUSIÓN.....	210
CAPÍTULO 10. DISCUSIÓN	211
10.1. LOS COLÉMBOLOS ANTÁRTICOS	215
10.2. ESPECIES DE COLÉMBOLOS PRESENTES EN LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA.....	222
10.3. INFLUENCIA DEL AMBIENTE EN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS COLÉMBOLOS DE LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA	225
10.4. AMENAZAS GLOBALES Y LOCALES PARA LA FAUNA COLEMBOLÓGICA ANTÁRTICA	229
CAPÍTULO 11. CONCLUSIONES	237
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	245

ANEXO 1. TABLAS.....	273
ANEXO 2. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS EMPLEADAS PARA ELABORAR LA BASE DE DATOS	295
ANEXO 3. LISTA DE SINÓNIMOS Y COMBINACIONES DE LAS ESPECIES IDENTIFICADAS EN LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA EN ESTE ESTUDIO	311
ANEXO 4. FIGURAS	317

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1. DISEÑO DE LA TESIS DOCTORAL.....	1
Figura 1.1. Esquema de la estructura de la Tesis Doctoral.....	8
CAPÍTULO 2. INTRODUCCIÓN.....	9
Figura 2.1. Estudios relativos a los Colémbolos antárticos publicados en revistas científicas o libros especializados desde 1901.....	16
Figura 2.2. Riqueza de invertebrados en el mundo. Se observa la riqueza de Colémbolos.....	17
Figura 2.3. Número de visitantes registrados durante la campaña antártica 2016.....	22
CAPÍTULO 3. ZONAS DE ESTUDIO	25
Figura 3.1. Mapa con las tres regiones biogeográficas que conforman la Antártida.....	29
Figura 3.2. Mapa mostrando la Antártida marítima (Islas Shetland del Sur y Península Antártica).....	31
Figura 3.3. Mapa de la Isla Greenwich.....	32
Figura 3.4. Mapa de la Isla Livingston.....	34
Figura 3.5. Mapa de la Isla Decepción.....	36
Figura 3.6. Mapa de la Península Antártica.....	40
Figura 3.7. Mapa de la Isla Cuverville.....	41
Figura 3.8. Mapa de Punta Cierva.....	42
Figura 3.9. Antártida continental.....	44
CAPÍTULO 4. MATERIAL Y MÉTODOS.....	51
Figura 4.1. Localidades de la Antártida marítima muestreadas en la presente tesis.....	55
Figura 4.2. Esquema del sendero superior de Isla Barrientos muestreado en 2009.....	57
Figura 4.3. Esquema de la zona seleccionada en Bahía Balleneros en 2011.....	58
Figura 4.4. Esquema de los senderos de Isla Barrientos muestreados en 2012.....	60
Figura 4.5. Esquema del diseño experimental en Punta Cierva en 2015.....	62
CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DE LA RIQUEZA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS COLÉMBOLOS EN LA ANTÁRTIDA	77
Figura 5.1. Distribución de las especies de Colémbolos presentes en la Antártida.....	86
Figura 5.2. Riqueza de especies nativas y exóticas en las localidades analizadas en la Antártida continental, marítima y subantártica.....	87
Figura 5.3. Dendrograma correspondiente a la clasificación jerárquica de las localidades según la similaridad de Jaccard.....	89
Figura 5.4. Dendrograma correspondiente a la clasificación jerárquica de las especies según la similaridad de Jaccard. Se observan los Grupos 1, 2, 3, 4 y 5, de los ocho en que se divide el dendrograma.....	90
Figura 5.5. Dendrograma correspondiente a la clasificación jerárquica de las especies según la similaridad de Jaccard. Se observa el Grupo 6, de los ocho en que se divide el dendrograma.....	92

Figura 5.6. Dendrograma correspondiente a la clasificación jerárquica de las especies según la similaridad de Jaccard. Se observan los Grupos 7 y 8, de los ocho en que se divide el dendrograma.	93
--	----

CAPÍTULO 6: ESTUDIO FAUNÍSTICO DE LOS COLÉMBOLOS DE LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA.... 95

Figura 6.1. Porcentaje de especies presentes en este estudio, en las seis localidades analizadas.	100
Figura 6.2. Abundancia relativa y absoluta de las especies de Colémbolos registradas en las islas Barrientos y Decepción en la presente tesis.	101
Figura 6.3. Abundancia relativa y absoluta de las especies de Colémbolos registradas en las islas Livingston, Greenwich, Cuverville y Punta Cierva en la presente tesis.	102
Figura 6.4. Estructuras características de <i>C. succinea</i>	103
Figura 6.5. Distribución de <i>C. succinea</i> en la Antártida.	104
Figura 6.6. Mucrón de <i>H. viatica</i>	106
Figura 6.7. Pigmentación corporal de <i>H. viatica</i>	106
Figura 6.8. Morfología de <i>H. viatica</i>	107
Figura 6.9. Distribución de <i>H. viatica</i> en la Antártida.	108
Figura 6.10. Morfología de <i>F. bispinosa</i>	110
Figura 6.11. Distribución de <i>F. bispinosa</i> en la Antártida.	111
Figura 6.12. Morfología de <i>F. grisea</i>	112
Figura 6.13. Distribución de <i>F. grisea</i> en la Antártida.	113
Figura 6.14. Caracteres de <i>F. woyciechowskii</i>	114
Figura 6.15. Distribución de <i>F. woyciechowskii</i>	114
Figura 6.16. Morfología de <i>D. cebennaria</i>	116
Figura 6.17. Distribución de <i>D. cebennaria</i> en la Antártida.	116
Figura 6.18. Morfología de <i>P. fimata</i>	117
Figura 6.19. Distribución de <i>P. fimata</i> en la Antártida.	118
Figura 6.20. Caracteres de <i>M. macrochaeta</i>	119
Figura 6.21. Distribución de <i>M. macrochaeta</i> en la Antártida.	120
Figura 6.22. Caracteres de <i>T. mixta</i>	121
Figura 6.23. Distribución de <i>T. mixta</i> en la Antártida.	122
Figura 6.24. Rasgos morfológicos externos de <i>A. brucei</i>	125
Figura 6.25. Rasgos morfológicos de <i>A. brucei</i>	126
Figura 6.26. Furca de <i>A. brucei</i> en vista ventral.	126
Figura 6.27. Segmento abdominal V-VI de <i>A. brucei</i> en vista dorsal.	127
Figura 6.28. Estructura genital externa de <i>A. brucei</i>	127
Figura 6.29. Distribución de <i>A. brucei</i> en la Antártida.	128
Figura 6.30. Morfología de <i>C. a. antarcticus</i>	130
Figura 6.31. Distribución de <i>C. a. antarcticus</i> en la Antártida.	131
Figura 6.32. Carateres diagnósticos de <i>C. badasa</i> (vista lateral).	132
Figura 6.33. Distribución de <i>C. badasa</i> en la Antártida.	133
Figura 6.34. Carateres significativos de <i>F. octooculata</i>	134
Figura 6.35. Caracteres de <i>F. octooculata</i>	134
Figura 6.36. Distribución de <i>F. octooculata</i> en la Antártida.	135

Figura 6.37. Morfología de <i>F. punctata</i>	137
Figura 6.38. Distribución de <i>F. punctata</i> en la Antártida.....	138
Figura 6.39. Caracteres diagnósticos de <i>M. caeca</i>	138
Figura 6.40. Distribución de <i>M. caeca</i> en la Antártida.....	139
Figura 6.41. Caracteres de <i>P. minuta</i>	140
Figura 6.42. Distribución de <i>P. minuta</i> en la Antártida.....	141

CAPÍTULO 7. COLÉMBOLOS DE ISLA BARRIENTOS. PRIMER CENSO Y EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN SU DISTRIBUCIÓN..... 143

Figura 7.1. Mapa de la Isla Barrientos.....	147
Figura 7.2. Abundancia relativa y absoluta de las especies de Colémbolos registradas por campaña de campo.	148
Figura 7.3. Localización de la muestra 12-11.....	151
Figura 7.4. Representación gráfica del Análisis de Componentes Principales obtenido en el muestreo estratificado realizado durante la campaña 2013 (muestras 13-01 a 13-30).	155

CAPÍTULO 8. COLÉMBOLOS DE LA ISLA DECEPCIÓN. EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE ESTE GRUPO ANIMAL, CON ESPECIAL ATENCIÓN A LAS PREFERENCIAS DE TEMPERATURA EN LOS AMBIENTES GEOTERMALES DE LA ISLA 159

8.1. EVALUACIÓN DE LA PREFERENCIA DE HÁBITAT DE LA ESPECIE EXÓTICA <i>HYPOGASTRURA VIATICA</i> (COLLEMBOLA, HYPOGASTRURIDAE) EN BAHÍA BALLENEROS, ISLA DECEPCIÓN.....	163
Figura 8.1. Diagrama de cajas mostrando la mediana y los inter-cuartiles de la abundancia de <i>H. viatica</i> en las zonas analizadas.....	164
Figura 8.2. Representación gráfica del Análisis de Componentes Principales.....	166
8.2. EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS COLÉMBOLOS EN LA ISLA DECEPCIÓN.....	167
Figura 8.3. Mapa de la Isla Decepción reflejando el esfuerzo de muestreo realizado.	168
Figura 8.4. Riqueza espacial en la Isla Decepción.....	169
Figura 8.5. Diagramas de cajas para la riqueza de especies y diversidad en relación al tipo de microhábitat y al rango de temperatura.	175
Figura 8.6. Dendrograma basado en presencias y ausencias. La medida de similitud empleada es el índice de Jaccard. A. Microhábitat. B. Temperatura.	176
Figura 8.7. Diagramas de cajas para la riqueza de especies y diversidad en relación a la altitud y la pendiente.	176
Figura 8.8. Dendrograma basado en presencias y ausencias con el índice de Jaccard. A. Altitud. B. Pendiente.....	177
Figura 8.9. Diagramas de cajas para la riqueza de especies y diversidad en relación a la huella humana y la orientación.....	178
Figura 8.10. Dendrograma basado en presencias y ausencias con el índice de Jaccard. A. Huella Humana. B. Orientación.	179
Figura 8.11. Diagramas de cajas para la diversidad de especies exóticas y nativas en relación al tipo de microhábitat, el rango de temperatura y la altitud.	180

Figura 8.12. Diagramas de cajas para la diversidad de especies exóticas y nativas en relación a la pendiente, la huella humana y la orientación.	181
Figura 8.13. Abundancia de Colémbolos por familia con respecto a los intervalos de temperatura analizados.	186

CAPÍTULO 9. LOS COLÉMBOLOS COMO INDICADORES DEL IMPACTO HUMANO EN LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA 189

9.1. EVALUACIÓN DEL IMPACTO TURÍSTICO EN SENDEROS DE ISLA BARRIENTOS	195
Figura 9.1. Evolución en el número de visitantes y turistas en la Isla Barrientos (campañas 1990 a 2015).	195
Figura 9.2. Mapa de la Isla Barrientos.	196
Figura 9.3. Diagrama de cajas mostrando la mediana y los inter-cuartiles de la resistencia a la penetración registrada en los senderos inferior y superior.....	198
Figura 9.4. Aspecto de los senderos inferior y superior durante la campaña 2013. A. Sendero inferior. B. Sendero superior.....	198
Figura 9.5. Cobertura vegetal media obtenida en los senderos superior e inferior.	200
9.2. CONSECUENCIAS PARA LA FAUNA EDÁFICA AUTÓCTONA DE LA INTRODUCCIÓN DE LA GRAMÍNEA INVASORA <i>POA PRATENSIS</i> L.....	204
Figura 9.6. Diagrama de cajas mostrando la mediana y los inter-cuartiles de la longitud de <i>P. pratensis</i> en las zonas analizadas.....	207
Figura 9.7. Abundancia de artrópodos en la colonia de <i>P. pratensis</i> y en el ambiente natural de los alrededores (a 5 m de distancia).	208
Figura 9.8. Vista lateral del perfil de profundidad del suelo (cm) donde se ubica <i>P. pratensis</i> (parcela original).....	209
Figura 9.9. Formación de <i>P. pratensis</i> en Punta Cierva. A. Antes de la erradicación en el año 2015. B. Estado de regeneración tras la erradicación en el año 2016.....	210

ANEXO 4. FIGURAS 317

Figura 1. Abundancia de <i>H. viatica</i> en función de la temperatura del suelo en suelos con vegetación (DV-1 a DV-9) y sin vegetación (DS-1 a DS-9), durante el análisis exploratorio de la campaña antártica 2011.	317
Figura 2. Abundancia de <i>H. viatica</i> en función de la resistencia a la penetración del suelo en suelos con vegetación (DV-1 a DV-9) y sin vegetación (DS-1 a DS-9), durante el análisis exploratorio de la campaña antártica 2011.	317
Figura 3. Abundancia de <i>H. viatica</i> en función de la cobertura de briófitos en suelos con vegetación (DV-1 a DV-9), durante el análisis exploratorio de la campaña antártica 2011.	317
Figura 4. Abundancia de Colémbolos con respecto a la temperatura registrada en el suelo durante las campañas 2009, 2011, 2012 y 2015 en Isla Decepción.	318
Figura 5. Abundancia de especies en relación a la temperatura registrada en el suelo durante las campañas 2009, 2011, 2012 y 2015 en Isla Decepción.	319

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DE LA RIQUEZA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS COLÉMBOLOS EN LA ANTÁRTIDA 77

Tabla 5.1. Especies de Colémbolos presentes en la Antártida (continental, marítima y subantártica). 82

CAPÍTULO 6: ESTUDIO FAUNÍSTICO DE LOS COLÉMBOLOS DE LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA.... 95

Tabla 6.1. Especies de Colémbolos obtenidas en los muestreos realizados en la presente investigación..... 99

CAPÍTULO 7. COLÉMBOLOS DE ISLA BARRIENTOS. PRIMER CENSO Y EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN SU DISTRIBUCIÓN..... 143

Tabla 7.1. Abundancia media (media del número de individuos por microhábitat) y error estándar para cada especie y tipo de microhábitat. 149

Tabla 7.2. Abundancia poblacional de Colémbolos, riqueza de especies y esfuerzo de muestreo para cada tipo de microhábitat. 150

Tabla 7.3. Correlación de Spearman (ρ) entre las especies registradas y la riqueza y abundancia poblacional de Colémbolos..... 152

Tabla 7.4. Correlación de Spearman (ρ) entre la abundancia de especies, la riqueza o la abundancia poblacional de Colémbolos y las variables edáficas y ambientales. 153

CAPÍTULO 8. COLÉMBOLOS DE LA ISLA DECEPCIÓN. EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE ESTE GRUPO ANIMAL, CON ESPECIAL ATENCIÓN A LAS PREFERENCIAS DE TEMPERATURA EN LOS AMBIENTES GEOTERMALES DE LA ISLA 159

Tabla 8.1. Correlación de Spearman (ρ) entre la abundancia de *H. viatica* transformada logarítmicamente, y las variables edáficas analizadas. 164

Tabla 8.2. Resultados del análisis físico-químico de suelos en función del rango de temperatura. Los datos se representan como la media y el error estándar de la media. 170

Tabla 8.3. Correlaciones de Spearman entre las variables ambientales, los índices de biodiversidad y la abundancia de especies. 172

Tabla 8.4. Estadísticos de asociación para variables cualitativas ordinales y nominales..... 174

Tabla 8.5. Riqueza y densidad de Colémbolos por hábitat muestreado..... 183

Tabla 8.6. Riqueza y densidad de Colémbolos por rango de temperatura..... 184

CAPÍTULO 9. LOS COLÉMBOLOS COMO INDICADORES DEL IMPACTO HUMANO EN LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA..... 189

Tabla 9.1. Variables analizadas en los senderos superior e inferior..... 197

ANEXO 1. TABLAS..... 273

Tabla 1. Muestras obtenidas por campaña antártica incluidas en los estudios desarrollados en la presente tesis doctoral.	273
Tabla 2. Abundancia absoluta de Colémbolos en cada una de las localidades muestreadas durante ocho campañas antárticas (2002, 2003, 2007, 2009, 2011, 2012, 2013 y 2015).	276
Tabla 3. Especies nativas de Colémbolos en relación a las localidades de la Antártida.	277
Tabla 4. Especies exóticas de Colémbolos en relación a las localidades de la Antártida.	280
Tabla 5. Abundancia (número de individuos registrados de cada especie), abundancia poblacional de Colémbolos (número total de individuos de Colémbolos registrados por muestra), riqueza de especies (número de especies registradas) y tipo de microhábitat para cada sitio muestreado en Isla Barrientos durante las campañas 2011, 2012 y 2013.	282
Tabla 6. Clasificación de los tipos de vegetación criptogámica y las comunidades empleadas en el censo de especies en Isla Barrientos (campañas 2011, 2012 y 2013).	284
Tabla 7. Variables edáficas y ambientales para los 30 puntos analizados en Isla Barrientos durante la campaña antártica 2013.	285
Tabla 8. Variables microbiológicas y bioquímicas del suelo para los 30 puntos analizados en Isla Barrientos durante la campaña antártica 2013.	286
Tabla 9. Abundancia absoluta de <i>H. viatica</i> y variables edáficas y ambientales para el experimento de preferencia de hábitat en Bahía Balleneros durante la campaña antártica 2011.	287
Tabla 10. Densidad de Colémbolos registrada en las 16 localidades muestreadas en la Isla Decepción con presencia de Colémbolos durante las campañas 2009, 2011, 2012 y 2015.	288
Tabla 11. Variables físico-químicas del suelo analizadas en los senderos superior e inferior de Isla Barrientos durante la campaña antártica 2012.	289
Tabla 12. Variables microbiológicas y bioquímicas del suelo analizadas en los senderos superior e inferior de Isla Barrientos durante la campaña antártica 2012.	290
Tabla 13. Clasificación de los tipos y comunidades de vegetación criptogámica empleada en los senderos superior e inferior analizados en la Isla Barrientos durante la campaña antártica 2012.	291
Tabla 14. Datos de fauna del suelo (Colémbolos) obtenidos en los senderos superior e inferior analizados en la Isla Barrientos durante la campaña antártica 2012.	292
Tabla 15. Variables edáficas y ambientales analizadas para el experimento de erradicación de <i>P. pratensis</i> en Punta Cierva durante el 2015 en las tres zonas de estudio (borde costero, parcela original y borde interior).	293

CAPÍTULO 1

DISEÑO DE LA TESIS DOCTORAL



Este capítulo se inicia con un apartado dedicado a explicar tanto los motivos que llevaron a la realización de esta investigación como el esquema de trabajo que se ha seguido. A continuación, se enumeran las principales cuestiones a las que se quiere dar respuesta, en base a las cuales se han definido los objetivos. Se describen los tipos de análisis y diseños efectuados. En último lugar, se comenta la estructura general del documento.



1.1. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

Conocer la fauna de Colémbolos en la Antártida y su distribución es determinante para desarrollar estrategias efectivas para su conservación. Este taxón se conoce relativamente bien en la Antártida debido a los numerosos estudios que tuvieron lugar en el pasado (SALMON, 1949b, 1964; WISE, 1964, 1971; GREENSLADE & WISE, 1984; POTAPOV, 1991; GREENSLADE, 1995; CONVEY *et al.*, 2000). En concreto, los Colémbolos de la Antártida marítima se han estudiado de forma profusa desde comienzos de siglo XX (WILLEM, 1901; WAHLGREN, 1906; CARPENTER, 1907; WEINER, 1980; GREENSLADE, 1995, 2010; GREENSLADE *et al.*, 2012; RUSSELL *et al.*, 2014). Sin embargo, todavía son muchas las localizaciones inexploradas. En este sentido, los investigadores se ven sujetos a la estacionalidad climática, a breves períodos de tiempo para visitar el sitio y a localizaciones cercanas a las bases científicas, lo que limita el muestreo, generando un sesgo. En general, las localizaciones más visitadas por los investigadores son aquellas más demandadas por el turismo (áreas libres de hielo), lo que bajo ciertas condiciones se refleja en una alteración del suelo y por ende de las comunidades de fauna que lo habitan.

Hasta la fecha no se ha estudiado la fauna colembológica en determinadas áreas que sí son analizadas en esta tesis doctoral. Tampoco se ha analizado el patrón de distribución global de estos microartrópodos en todas las regiones antárticas, ni el impacto sobre este grupo taxonómico derivado de la introducción de especies de plantas invasoras en el pasado.

Los Colémbolos constituyen uno de los grupos más abundantes e importantes en los sistemas edáficos antárticos dado su papel en la descomposición de la materia orgánica, el ciclo de nutrientes y la formación del suelo (RUSEK, 1998; GREENSLADE, 2006). Las comunidades de Colémbolos son muy sensibles a los cambios edáficos y ambientales, determinando su importancia como indicadores ecológicos (GREENSLADE, 1997, 2007; PONGE *et al.*, 2003). La facilidad de muestreo de este grupo, su ubicuidad y abundancia, su capacidad de colonizar prácticamente cualquier ambiente, sus ciclos de vida cortos y la posibilidad de responder rápidamente a los cambios ambientales, hacen que este grupo sea un importante bioindicador de la calidad ambiental en los sistemas edáficos. En la Antártida, se constata el uso de los Colémbolos como bioindicadores de humedad o zonas contaminadas (CONVEY *et al.*, 2003; WASLEY *et al.*, 2015).

La presente investigación pretende contribuir a mejorar el conocimiento de los Colémbolos en la Antártida, determinando tanto las especies y los caracteres claves para su identificación en la Antártida marítima, como los parámetros edáficos y ambientales implicados en la distribución de este grupo. Dichos parámetros se han estudiado a escala local desde las primeras investigaciones desarrolladas en la Antártida (JANETSCHKE, 1967; BOOTH & USHER, 1984). Este conocimiento se puede aplicar a la gestión de los sitios antárticos de interés con el objetivo de minimizar la presión antrópica sobre los mismos, en función de la normativa que establece el Tratado Antártico, el principal acuerdo internacional que establece el marco legal en esta zona del planeta.

1.2. CUESTIONES PRINCIPALES DE LA INVESTIGACIÓN

Las preguntas a las que se quiere dar respuesta con esta investigación son las siguientes:

¿Cuáles son las especies de Colémbolos presentes en la Antártida? ¿Cuál es la distribución geográfica de los Colémbolos en la Antártida? ¿Cómo se agrupan las especies? ¿Cuáles son las proporciones de especies nativas y exóticas por localidad? Estas cuestiones se analizan en el **Capítulo 5**.

¿Cuáles son las especies de Colémbolos en la Antártida marítima? ¿Cuáles son los caracteres morfológicos más relevantes para la identificación de este grupo taxonómico? ¿Qué áreas de distribución ocupan en la actualidad y cuáles son sus requerimientos de hábitat conocidos? Estas preguntas se abordan en el **Capítulo 6**.

¿Qué factores edáficos y ambientales influyen en la riqueza, abundancia y diversidad de Colémbolos en la Antártida marítima? ¿Existen diferencias entre especies nativas y exóticas? ¿Constituyen las zonas con anomalías geotermales áreas potenciales para el establecimiento de especies exóticas? Estas cuestiones se plantean en los **Capítulos 7 y 8**.

¿La composición de Colémbolos se ve afectada por la actividad humana en la Antártida? ¿Constituyen los senderos turísticos una vía de entrada de especies exóticas y una forma de alteración de la comunidad colembológica? ¿La introducción de especies de flora exóticas altera las comunidades de fauna autóctona? Estas preguntas se responden en el **Capítulo 9**.

1.3. OBJETIVOS DE LA TESIS DOCTORAL

El **objetivo general** de la presente tesis doctoral es **conocer la composición faunística de Colémbolos en las diferentes regiones de la Antártida, contribuyendo a generar un mejor conocimiento zoológico que permita comprender los factores que influyen en la distribución global de estos microartrópodos**.

Los **objetivos específicos** de esta tesis son:

1. Elaborar una base de datos que reúna todas las especies de Colémbolos presentes en la Antártida, comprobar los grupos de especies que tienden a aparecer juntas y explorar las tres divisiones biogeográficas de la Antártida en base a la composición colembológica.
2. Identificar los parámetros edáficos y ambientales que determinan la abundancia, riqueza y diversidad de Colémbolos en la Antártida marítima.
3. Analizar los efectos del impacto humano a través de los Colémbolos como especies indicadoras.

1.4. DISEÑO DE LA INVESTIGACIÓN

En la presente tesis se llevan a cabo cuatro análisis diferentes:

- ✓ Estudio faunístico en todas las localidades analizadas.
- ✓ Estudio de la relación entre la abundancia, riqueza y diversidad de Colémbolos en relación con determinados parámetros edáficos y ambientales, con especial atención a los microhábitats y la temperatura del suelo.
- ✓ Estudio de la preferencia de hábitat de los Colémbolos.
- ✓ Estudio del impacto humano sobre las comunidades de Colémbolos antárticos, mediante el análisis del efecto del pisoteo en senderos turísticos y de la introducción de una planta invasora.

Por lo tanto, la tesis se compone de dos tipos de estudios. Por un lado, censos sistemáticos de los Colémbolos en las localidades analizadas en la Antártida marítima y, por otro, la implementación de experimentos específicos para tratar de responder a las cuestiones anteriormente planteadas relativas al papel de los factores edáficos y ambientales, el hábitat y el impacto humano en las comunidades colembológicas.

1.5. ESTRUCTURA DE LA TESIS

Los objetivos de esta investigación se abordan en los diferentes capítulos que componen la presente tesis doctoral. La Figura 1.1 muestra cómo se integran dichas metas a lo largo del documento.

La tesis se inicia con la presentación de las preguntas planteadas al comienzo de la investigación y que han motivado la puesta en marcha de este trabajo. En consecuencia, se muestra el diseño general seguido a lo largo del documento (Capítulo 1). A continuación, se incluye una introducción en la que se define el marco teórico en el que se encuadran las investigaciones desarrolladas en esta tesis, comentando tanto los antecedentes históricos como la biología básica y principales amenazas para la conservación del grupo taxonómico (Capítulo 2). Se presentan las localidades analizadas, con una descripción de sus rasgos básicos a nivel geomorfológico, florístico y faunístico. Además, se definen las características generales de los suelos en la Antártida marítima, que cobijan la fauna edáfica motivo de estudio, enfatizando en los tipos de suelo implicados directamente en las áreas de estudio (Capítulo 3). Por otro lado, se detallan las metodologías seguidas en los muestreos realizados y se comentan las técnicas experimentales, analíticas y estadísticas aplicadas en el desarrollo de la presente tesis (Capítulo 4).

Después se inicia un bloque dedicado al estudio de los Colémbolos antárticos (Figura 1.1) en el cual se incluyen una primeras discusiones parciales de los resultados con objeto de que el lector no se vea obligado a retomar la lectura de los mismos para refrescarlos una vez alcance el capítulo dedicado a la discusión global.

En primer lugar, se determina la distribución geográfica de los Colémbolos en la Antártida, el agrupamiento de los Colémbolos por especies y la ratio de especies nativas y exóticas (Capítulo 5). A continuación, se aborda la identificación de las especies presentes en la Antártida marítima, aportando los caracteres clave para esta tarea y redescubriendo aquellos caracteres conflictivos (Capítulo 6). En tercer lugar, se aborda el estudio de la influencia de los parámetros edáficos y ambientales en la riqueza, abundancia y diversidad de Colémbolos en la Antártida marítima, tanto en la Isla Barrientos (Capítulo 7) como en la Isla Decepción (Capítulo 8). El último aspecto relativo al estudio de los Colémbolos se refiere al análisis del impacto humano sobre las comunidades de estos microartrópodos. Específicamente, se estudian los efectos del pisoteo que ejercen los visitantes sobre la fauna colembológica en los senderos de la Isla Barrientos y las alteraciones en la comunidad edáfica autóctona de la localidad antártica de Punta Cierva como consecuencia de la introducción de una especie de gramínea exótica (Capítulo 9). Todos los resultados obtenidos se analizan globalmente a través de una discusión general en la que se integran y confrontan con el conocimiento previo aportado por otros autores (Capítulo 10). Finalmente, se presentan las conclusiones derivadas de la presente investigación (Capítulo 11).

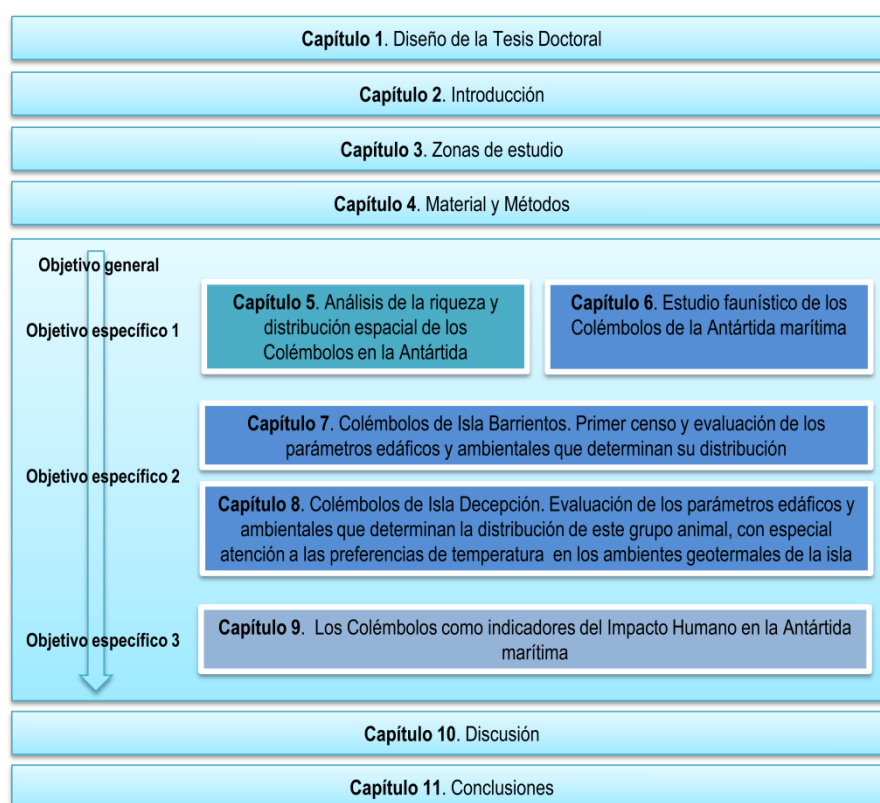


Figura 1.1. Esquema de la estructura de la Tesis Doctoral. Se observa la relación entre los capítulos que componen la misma y los objetivos.

CAPÍTULO 2

INTRODUCCIÓN



En este capítulo se aborda brevemente el marco conceptual de esta investigación. Se citan los primeros estudios de Colémbolos realizados en la Antártida. Se comenta la biología básica de este grupo taxonómico, los principales factores edáficos y ambientales implicados en su distribución espacial, y las primeras clasificaciones biogeográficas. Finalmente, se comentan las principales amenazas para la conservación de la comunidad colembológica en esta región del planeta.



2.1. BREVE CRONOLOGÍA DE LOS PRIMEROS ESTUDIOS DE LOS COLÉMBOLOS ANTÁRTICOS

Durante la antigua Grecia, basándose en las teorías de Pitágoras sobre la esfericidad de los planetas, se plantea que debían existir continentes en el hemisferio Sur para balancear los continentes conocidos en el hemisferio Norte. Aristóteles denominó a esas zonas polares "Antípodas". Fue Ptolomeo quien nombró a esta masa continental *Terra Australis Incognita*. Sin embargo, los primeros avistamientos del continente bien documentados datan de comienzos del siglo XVII. Fue el almirante Gabriel de Castilla, a bordo del buque "Buena Nueva", el primero en llegar a las Islas Shetland del Sur en 1603. A principios del siglo XVIII, los franceses descubrieron las islas subantárticas Bouvet, Crozet y Kerguelen. El famoso explorador británico, el capitán James Cook también forma parte de la historia Antártica. Cook circunnavegó el continente Antártico. El 17 de enero de 1773 alcanza la marca de navegación más austral hasta el momento (67° 15' S) sin llegar a avistar el continente. Días más tarde superó con creces dicho límite alcanzado los 71° 10' S, desde donde pudo observar una delgada línea blanca en el horizonte. Todavía existe controversia sobre si Cook vislumbró el continente o un fragmento de hielo a la deriva. Lo que sí descubrió fueron las islas de Georgia del Sur y Sandwich del Sur. Durante el siglo XVIII, la Antártida comenzó a ser frecuentada por balleneros y cazadores de focas europeos y americanos, que en aras de evitar la competencia por el aceite y las pieles no daban cuenta de todas sus rutas descubiertas. De ahí que el descubrimiento oficial del continente Antártico se atribuya al cazador estadounidense de focas Nathaniel Palmer y a los oficiales navales británicos William Smith y Edward Bransfield, los cuales logran superar los archipiélagos más externos y alcanzar la Península Antártica en 1820-1821 (CALVO, 1992; SÁNCHEZ, 2007; DIBBERN, 2010; LIGGETT *et al.*, 2015).

Toda esta serie de viajes despertó la curiosidad por las tierras inexploradas, desencadenándose una serie de expediciones científicas. De este modo, la exploración científica de la Antártida se inició con la "Russian Naval Expedition" (1819-1821) dirigida por Fabian Gottlieb Benjamin von Bellingshausen, quien con sus dos naves ("Vostok" y "Mirnyi") descubrió las islas de Pedro I y Alejandro I.

Todas las expediciones científicas previas al año 1898 regresaban a Australia o Nueva Zelanda a pasar el invierno, debido a que las embarcaciones de madera no soportaban las duras condiciones del invierno, con un clima muy severo y una enorme banquisa de hielo alrededor de la costa. El primer grupo de científicos en pasar el invierno en la Antártida fue el de la "Belgian Antarctic Expedition" (1897-1899) comandada por Lieutenant Adrien de Gerlache de Gomery. El primer registro de Colémbolos en la Antártida se atribuye al muestreo realizado por esta expedición el 28 de enero de 1898 en la Isla Auguste, en el estrecho de Gerlache (Península Antártica). WILLEM (1901, 1902) identificó en esta expedición tres especies: *Achorutoides antarcticus* (después identificada como

Friesea grisea (Schäffer, 1891)), *Cryptopygus antarcticus antarcticus* Willem, 1902 e *Isotoma octo-oculata* (actualmente *Folsomotoma octooculata* (Willem, 1901)). DENIS en 1946 también registró las mismas especies. Los integrantes de esta expedición quedaron atrapados en el hielo del Mar de Bellingshausen, en las costas de la Isla Alejandro I, el 3 de marzo de 1898 y permanecieron 13 meses a la deriva, momento que aprovecharon para realizar observaciones durante todo el invierno austral (FAURE & MENSING, 2010).

El segundo grupo de científicos en pasar el invierno en la Antártida fue el liderado por Carsten Borchgrevink, que organizó la "British Antarctic Expedition" (1898-1900) con fondos privados. Durante esta expedición, el Dr. Klovstād tomó muestras de Colémbolos en noviembre de 1899 en Geikie Ridge, en la Bahía Robertson (costa norte de la Tierra de Victoria). CARPENTER identificó los individuos obtenidos en esta expedición como la especie *Isotoma klovstadi* en el año 1902 (WISE, 1967; FAURE & MENSING, 2010).

La "Swedish South Polar Expedition" (1901-1904) dirigida por Otto von Nordenskjöld pasó dos inviernos en la Isla Snow Hill (costa este de la Península Antártica). Nordenskjöld realizó incursiones con perros a la plataforma de hielo Larsen, descubriendo el nunatak Borchgrevink. El grupo quedó atrapado en el hielo a 40 km de la costa este de la Isla Paulet. El 14 de febrero de 1903, el equipo compuesto por 22 hombres abandonó el barco y se estableció en la Isla Paulet en un refugio de piedra que construyeron. Durante la "Swedish South Polar Expedition", se tomaron muestras de Colémbolos en las Islas Shetland del Sur, Península Antártica y cerca de la Isla Paulet. Con los ejemplares obtenidos, WAHLGREN (1906) describió *Tullbergia mixta* Wahlgren, 1906 en las Islas Shetland del Sur, y registró *F. grisea*, *C. a. antarcticus* e *I. octo-oculata* en las Islas Shetland del Sur y en la Península Antártica (WISE, 1967; FAURE & MENSING, 2010).

El Dr. Jean-Baptiste Etienne Auguste Charcot decidió que Francia debería participar de estas exploraciones, y aportó los fondos para la construcción del barco denominado "Le Français". En agosto de 1903 Charcot emprendió la "French Antarctic Expedition" (1903-1905) con el objetivo de cartografiar la costa oeste y el litoral de la Península Antártica. El equipo pasó el invierno austral en la Isla Booth, donde realizaron observaciones de campo y recolectaron especímenes (FAURE & MENSING, 2010). El barco "Français" ancló en la Isla Booth en febrero de 1904 y navegó desde allí el 25 de diciembre de 1904, circunnavegando la Isla Hovgaard. De todas las muestras obtenidas, CARL (1907) registró las especies *F. grisea* (como *Achorutoides antarcticus*), *C. a. antarcticus*, *I. octo-oculata* e *Isotoma* sp. (WISE, 1967).

Durante la segunda "French Antarctic Expedition" (1908-1910), también bajo el mando de Charcot, con el barco "Pourquoi-Pas?" continuó la cartografía de la costa oeste de la Península Antártica. Se tomaron muestras en varias islas de la zona, incluyendo la Isla Jenny (Bahía Margarita). En concreto,

los muestreos se realizaron entre diciembre de 1908 y marzo de 1909, y se repitieron durante octubre y noviembre de 1909. Entre los ejemplares obtenidos, IVANOFF (1913) registró *F. grisea*, *C. a. antarcticus* e *I. octo-oculata* (WISE, 1967; FAURE & MENSING, 2010).

La "British National Antarctic Expedition" (1901-1904), con el barco denominado "Discovery" bajo el mando del comandante Robert F. Scott tenía el objetivo de explorar el sector del Mar de Ross. El oficial E. H. Shackleton se encargó de preparar el "Discovery" para el viaje de tres años. El biólogo Hodgson, tomó muestras en Granite Harbor el 20 de enero de 1902. De esta expedición, CARPENTER (1908) describió la especie *Gomphiocephalus hodgsoni* Carpenter, 1908 en los musgos recolectados (WISE, 1967; FAURE & MENSING, 2010).

Durante la "British Antarctic (Terra Nova) Expedition" (1910-1913), bajo el mando de Scott, acamparon en Cape Geology, cerca de la zona de inspección del "Discovery" en años anteriores. El 30 de noviembre de 1911, Taylor encontró unos microartrópodos que fueron determinados por CARPENTER (1921) como *G. hodgsoni*.

En la "British Imperial Antarctic Expedition" (1920-1921), bajo el mando de George H. Wilkins, EWING (1922) registró el 27 de marzo de 1921 la especie *Cryptopygus crassus*.

La "United States Antarctic Service Expedition" (1939-1941), con Richard Evelyn Byrd a la cabeza, tomó muestras en la costa oeste de la Península Antártica, en Bahía Margarita, durante noviembre de 1940 y febrero de 1941. De todas las muestras de Colémbolos obtenidas, GLANCE (1945) y BRYANT (1945) registraron dos especies, que SALMON (1949b) determinaría después como *F. grisea* y *C. a. antarcticus* (WISE, 1967).

Durante la "Argentine Antarctic Expedition" (1948-1951), HACK (1949) describió el Colémbolo *Achorutes viaticus*, actualmente *Hypogastrura viatica* (Tullberg, 1872), en la Isla Decepción (WISE, 1967).

La "United States Antarctic Research Program" (1958-1959) tomó muestras en la Tierra de Victoria y en la Isla de Ross. Dichos muestreos permitieron a PRYOR (1962) identificar las especies *I. klovstadi*, *C. a. antarcticus*, *G. hodgsoni*, y *Colonavis* n. sp. Las dos últimas especies fueron reconocidas como *F. grisea* por SALMON (1962b), GRESSITT *et al.* (1963) y WISE *et al.* (1964).

En la "New Zealand Alpine Club Antarctic Expedition" (1959-1960), C. H. TYNDALE-BISCOE (1960) y B. L. Smith tomaron muestras de Colémbolos cerca del glaciar Beardmore, en el área del glaciar Hood. Estos muestreos constituyen los registros de fauna realizados más hacia el sur hasta la fecha. SALMON (1962a) describió estas dos especies como *Biscoia sudpolaris* Salmon, 1962 y *Anurophorus subpolaris* (WISE, 1967).

El equipo del Museo Bishop (Honolulu) durante la "United States Antarctic Research Program" (1959-1960), tomó muestras en el sector del Mar de Ross, en la Península Antártica y en las Islas Shetland del Sur. A raíz de estos muestreos, GRESSITT & LEECH (1961) registraron la especie *G. hodgsoni* en la Isla de Ross y en la costa sur de la Tierra de Victoria. Además, GRESSITT *et al.* (1963) identificaron otras dos especies a una altitud de 1740-1850 m, descritas posteriormente por SALMON en 1965 como *Neocryptopygus nivicolus* y *Antarcticingella monoculata* Salmon, 1965 (WISE, 1967).

Desde entonces, han proliferado las expediciones científicas a la Antártida, adquiriendo la investigación un carácter fundamental como eje para contribuir a la conservación de esta región del planeta. Además, esta intensa actividad científica ha dado lugar a numerosas publicaciones relativas a este grupo taxonómico, las cuales muestran un cierto repunte en los últimos 15 años (Figura 2.1).

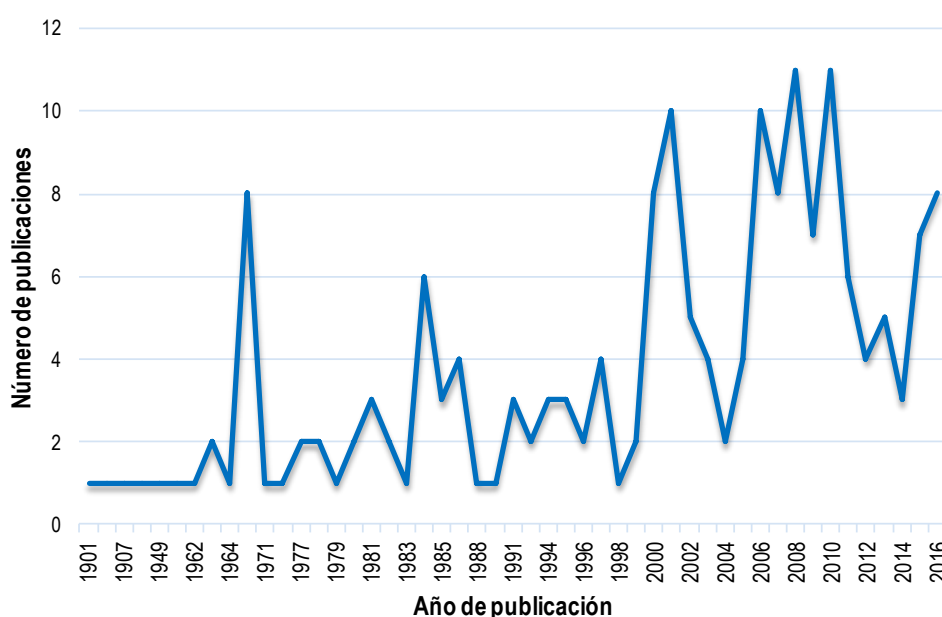


Figura 2.1. Estudios relativos a los Colémbolos antárticos publicados en revistas científicas o libros especializados desde 1901. Datos obtenidos de la presente investigación.

2.2. LOS COLÉMBOLOS ANTÁRTICOS

Los Colémbolos son descomponedores primarios que se encuentran en una gran variedad de suelos y hábitats en la Tierra. Este grupo taxonómico domina en el medio edáfico, junto con los Ácaros, lo que propicia que sea un grupo muy adecuado para estudios de biodiversidad. En términos generales, son detritívoros generalistas, contribuyendo a la ruptura de la materia orgánica y al ciclo de los nutrientes (HOPKIN, 1997; BAGYARAJ *et al.*, 2016). Los ejemplares estrictamente herbívoros son relativamente pocos, posiblemente debido a la limitación energética de su estrategia de alimentación. En condiciones de inanición son capaces de emplear su propia exuvia como fuente de alimento (HAWES *et al.*, 2008) e incluso se pueden alimentar de Ácaros en estado inactivo (GRESSITT, 1967), constatando su amplia capacidad de adaptación al medio. En la Antártida, la selección de microhábitats adecuados constituye

un elemento clave para la supervivencia de los Colémbolos. La mayoría se encuentra entre los 3 a 5 cm de profundidad como consecuencia de la mayor disponibilidad de agua (TILBROOK, 1967b). Debido a los limitados períodos de actividad, los ciclos de vida se prolongan con respecto a los taxones de zonas templadas, llegando a alcanzar hasta tres a siete años de vida, contrastando con los dos meses a un año de vida en zonas templadas (BURN, 1984; HOGG & STEVENS, 2002). Estos microartrópodos se caracterizan además por presentar una inversión fisiológica/bioquímica significativa en las estrategias de tolerancia al estrés, una baja capacidad para competir con otros taxones, habilidad de dispersión y baja inversión reproductiva (BURN, 1984; CONVEY, 2012), caracteres que determinan la adaptación de las especies de Colémbolos en la Antártida.

Los Colémbolos constituyen una parte fundamental de la comunidad edáfica antártica, la cual es una de las más sencillas del planeta. Aparte de este grupo taxonómico, en ella encontramos Ácaros, Quironómidos (Diptera), Coleópteros, Protozoos, Tardígrados, Rotíferos y Nematodos (SOHLENIUS *et al.*, 2004). La diversidad de especies de invertebrados es mucho menor en la Antártida que en el resto del mundo (Figura 2.2). Se estima por ejemplo que un bosque tropical situado en las regiones templadas del planeta puede albergar más de 42000 especies de insectos, mientras que para la Antártida existen unas 570 especies de invertebrados terrestres, de las cuales alrededor de 170 son endémicas (ORGIAZZI *et al.*, 2016).

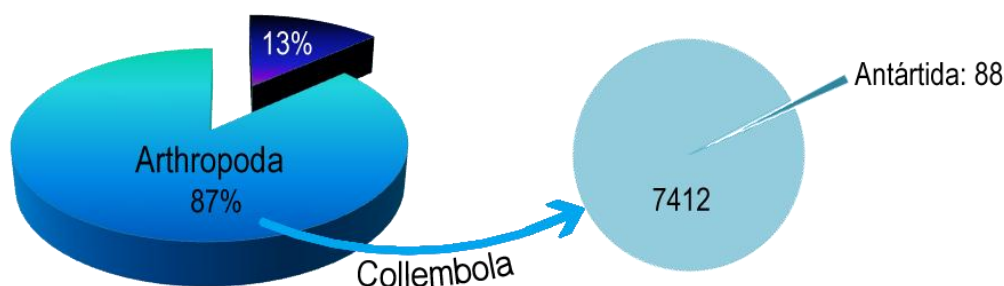


Figura 2.2. Riqueza de invertebrados en el mundo. Se observa la riqueza de Colémbolos. Datos obtenidos de CHAPMAN (2009) y de la presente investigación.

La baja riqueza de especies en la Antártida marítima y continental (consultar la Figura 3.1 para conocer los límites de estas regiones) contrasta con la elevada riqueza para las islas subantárticas, donde encontramos entre 50 y 150 especies de artrópodos terrestres, con una elevada proporción de especies exóticas. En este contexto, la competición entre especies es baja en la Antártida, debido a la presencia de unos pocos taxones con una remarcada dominancia de los Colémbolos, de manera que la predación como forma de alimentación estricta se reduce (RUSEK, 1998).

La fauna de Colémbolos se distribuye en general de forma parcheada (CONVEY, 2012; HOGG & WALL, 2012), dependiendo sobre todo de la disponibilidad de materia orgánica y humedad, de la temperatura del suelo, la proximidad al mar y otra serie de factores edáficos y ambientales que en

conjunto determinan la valencia ecológica de cada especie. Identificar todos los factores implicados en la distribución local de los Colémbolos constituye un objetivo clave para definir qué microhábitats son más importantes para la presencia de este grupo taxonómico. De esta manera, si se identifican dichos factores se podría predecir qué especies estarían presentes en una determinada localidad a partir de la descripción de las características del entorno. En la Antártida esta labor tiene la complicación añadida de la heterogeneidad de los ecosistemas naturales, lo que dificulta hacer predicciones a escala local. Por lo tanto, una aproximación multivariante es útil para identificar tendencias (KENNEDY, 1999), sin embargo, es importante tener en cuenta que la correlación con determinados factores puede variar en el tiempo. Así, las propiedades químicas del suelo obtenidas en un momento determinado pueden no ser persistentes a lo largo del tiempo, como es el caso de los suelos libres de hielo de la Antártida que se encuentran sujetos a la presencia de macrofauna (aves y mamíferos marinos). Por lo tanto, la presencia de colonias de aves en la Antártida modifica las propiedades de los suelos de una forma significativa, y ha sido propuesta por numerosos autores como un elemento clave para la distribución y la estructura poblacional de este taxón (GRESSITT, 1967; ZMUDEZYŃSKA *et al.*, 2012; ZMUDEZYŃSKA-SKARBEK *et al.*, 2015; BOKHORST & CONVEY, 2016). La producción de guano por parte de las aves nidificantes genera nutrientes que atraen a una amplia diversidad de especies de Colémbolos.

Otro microhábitat que alberga gran abundancia y diversidad de microartrópodos son los ambientes con presencia de vegetación, fundamentalmente briófitos y algas, como han constatado los estudios de diferentes autores (GRESSITT, 1967; TILBROOK, 1967a; BOOTH & USHER, 1984; CONVEY *et al.*, 1999; GREENSLADE, 2006).

Por otro lado, el mar actúa como una fuente complementaria de ciertos nutrientes (Na, K y Mg) en zonas costeras bajo la influencia de las brisas y las salpicaduras marinas, lo que incrementa la presencia de sales en los suelos de estas zonas. Este enriquecimiento en ciertos elementos limita el crecimiento de briófitos y resulta determinante a nivel local en la existencia de espacios biodisponibles para los Colémbolos. En las áreas costeras, los Colémbolos se sitúan en los espacios intersticiales de los primeros 8 m de orilla, con una abundancia máxima en el borde donde rompen las olas y una diferencia en composición faunística entre las playas arenosas y rocosas (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1953; GREENSLADE & VAN KLINKEN, 1994). Estos microhábitats litorales suponen un problema para la biología de algunas especies de Colémbolos, debido a la pérdida de agua corporal y el aumento en la concentración de sales como consecuencia del tegumento permeable. Ciertas especies de Colémbolos se adaptan a esta situación, de manera que sus fluidos corporales alcanzan el equilibrio con la concentración de sales externa en un período de cuatro a siete días, por ejemplo en *Hypogastrura viatica* (WITTEVEEN *et al.*, 1987). A tenor de todo lo expuesto anteriormente se comprueba que la distribución de los Colémbolos está asociada a una gran variedad de factores (BURN, 1984; KENNEDY,

1994; CONVEY *et al.*, 2003; BOKHORST & CONVEY, 2016). Comprender los procesos que subyacen al patrón de distribución de los Colémbolos es fundamental para desarrollar medidas adecuadas de conservación a nivel regional.

Hay una serie de características fisiológicas que se postulan como esenciales para la supervivencia de la biota en la Antártida, entre las que se encuentran: tolerancia a las bajas temperaturas, resistencia a la desecación, adaptaciones metabólicas, oportunismo en las estrategias de vida, resistencia a la radiación UV, resistencia al elevado contenido de agua en los suelos durante el deshielo, aclimatación a las condiciones externas o pequeño tamaño (KENNEDY, 1999). Las especies que reúnen todas estas características están presentes en toda la Antártida, mientras que aquellas que carecen de algunos de estos rasgos persisten en las zonas marítima y subantártica. Finalmente, las especies que carecen de todos los rasgos comentados no se encuentran en la Antártida.

Dentro de los factores implicados en la distribución de los Colémbolos, la temperatura del suelo constituye uno de los principales parámetros físicos (HOPKIN, 1997; VAN DOOREMALEN *et al.*, 2013). La Antártida no es una excepción y la temperatura ha sido propuesta por diversos autores como un factor fundamental a la hora de explicar la distribución de este grupo (COULSON *et al.*, 1996; WORLAND & BLOCK, 2003; EVERATT *et al.*, 2015). La Antártida tiene un amplio rango de microclimas debido a que la temperatura del suelo puede fluctuar durante el verano austral de -10 a 11° C en la Tierra de Victoria del Sur (continente), de -5 a 35° C en la Isla Signy (marítima) o de -1 a 30° C en Georgia del Sur (subantártica) (CONVEY, 1996). Los Colémbolos son animales ectotermos poiquilotermos, cuya temperatura corporal está fuertemente influenciada por las temperaturas ambientales externas y varía en consonancia con éstas (SPEIGHT *et al.*, 2008). En la Antártida, estos artrópodos toleran las elevadas temperaturas de los denominados refugios térmicos presentes en algunas zonas, como las anomalías geotermales presentes en Isla Decepción, por ejemplo. Por lo tanto, las especies nativas pueden aliviar el estrés experimentado por las constantes bajas temperaturas (EVERATT *et al.*, 2013), y las especies exóticas de las regiones templadas pueden encontrar un hábitat adecuado para su desarrollo en estos ambientes geotermales.

Entre los factores edáficos y ambientales implicados en la distribución de los Colémbolos en la Antártida a nivel local algunos autores postulan la importancia de la materia orgánica, el pH, la humedad, la concentración de nitrógeno, fósforo o carbonato, la presencia de microorganismos, o la pendiente (TILBROOK, 1967a; BÖLTER *et al.*, 1997; CONVEY *et al.*, 2003; MATALONI *et al.*, 2010). Además de analizar todos los factores anteriormente comentados, se pretende conocer cómo afectan a este grupo taxonómico la altitud, la orientación y la huella humana.

Otro factor edáfico que condiciona la distribución de las especies en el suelo es la textura del suelo, en lo que respecta a los espacios aéreos disponibles para los Colémbolos. Los espacios aéreos

disminuyen con la profundidad, con lo cual los animales más pequeños son capaces de llegar a ser más abundantes en las capas más bajas. Los estadios inmaduros de las especies son más pequeños y por lo tanto penetran en las capas más profundas. La variable textura, al igual que otras como el contenido en materia orgánica, la humedad o la estructura superficial influyen en el grado de compactación del suelo.

La comunidad colembológica es muy sensible a los cambios en los factores edáficos y ambientales comentados anteriormente, determinando su importancia como indicadores ecológicos. En los Colémbolos se emplean tres aproximaciones para elucidar por qué una determinada especie está presente en un hábitat específico. La primera aproximación, se basa en relacionar su presencia con factores abióticos y bióticos. La segunda aproximación, se basa en su presencia en un tipo de microhábitat para un gran número de ecosistemas similares. Finalmente, el conjunto de las características clave de las especies para diferentes hábitats favorecen su uso como bioindicadores (HOPKIN, 1997; PONGE *et al.*, 2003; GREENSLADE, 2007). Por lo tanto, el uso de los Colémbolos como bioindicadores constituye una herramienta valiosa para la conservación de los entornos antárticos.

Las primeras clasificaciones biogeográficas de las áreas terrestres antárticas se basaban en datos de vegetación, centrándose en las diferencias entre fanerógamas y criptógamas (HOLDGATE, 1970). La región Antártica tradicionalmente se ha descrito como el límite al sur de las zonas boscosas (SKOTTSBERG, 1960), dividiéndose en cuatro regiones (HOLDGATE, 1970): fría templada del sur, subantártica, marítima y continental.

Las primeras aportaciones a la distribución de los Colémbolos en la Antártida corresponden a WISE (1967), que aporta datos de la presencia de Colémbolos nativos en el continente Antártico, las Islas Shetland del Sur y las islas subantárticas. RAPOPORT (1971) aporta una visión global sobre los patrones de distribución y el grado de endemidad de los Colémbolos. El trabajo realizado por WALLWORK (1973) revisa los datos sobre los patrones de distribución de Ácaros y Colémbolos en la Antártida y reconoce tres regiones biogeográficas (subantártica, marítima y continental). CASSAGNAU (1990) aporta una breve introducción a los patrones de distribución de los Colémbolos y CHRISTIANSEN & BELLINGER (1995) estudian la distribución de los Colémbolos a nivel mundial, sin embargo, engloban todos los Colémbolos de la Antártida en una única región, sin hacer distinción entre subantártica, marítima y continental. A partir de entonces, la tendencia en los trabajos de investigación ha sido incrementar el número de divisiones biogeográficas mediante métodos cuantitativos y estudios genéticos (MCGAUGHRAN *et al.* 2010a; TERAUDS *et al.*, 2012). Sin embargo, estos estudios se basan en la Antártida continental y marítima, la mayoría a nivel local, dejando fuera las islas subantárticas. Es importante recalcar que actualmente la región subantártica es objeto de controversia, ya que hay autores que sugieren que las islas de Nueva Zelanda deberían incluirse en esta región en base a la

presencia de géneros y especies compartidas (DINGWALL, 1995). La disparidad de visiones refleja variaciones entre los taxones analizados y la escala espacial del análisis. Frente a esta problemática, se pretende contribuir al conocimiento regional de los Colémbolos nativos y exóticos para toda la Antártida (continental, marítima y subantártica). En este sentido, RUSSELL *et al.* (2014) realizaron un agrupamiento para las especies nativas de Colémbolos que tienden a aparecer juntas en la Antártida marítima. La presente tesis doctoral analiza la composición básica de las comunidades colembológicas por áreas geográficas en la Antártida, proporcionando un conocimiento valioso para futuras investigaciones. Además, el estudio de los requerimientos edáficos y ambientales de los Colémbolos proporcionan una oportunidad única para analizar el patrón de distribución.

2.3. AMENAZAS PARA LA CONSERVACIÓN DE ESTE GRUPO TAXONÓMICO

Las invasiones biológicas constituyen una preocupación global para la conservación de la biodiversidad. En este sentido, las especies exóticas ya han alcanzado los ambientes extremos de la Antártida (FRENOT *et al.*, 2005; CHOWN *et al.*, 2012). Entre ellas el taxón con mayor número de representantes introducidos en la Antártida marítima es el de los Colémbolos, con seis especies de un total de 13 especies registradas de invertebrados terrestres (HUGHES *et al.*, 2015). La introducción de Colémbolos se ve favorecida por el tránsito humano, que actúa como medio de dispersión para las especies. Además, los suelos de la Antártida son vulnerables a las perturbaciones externas, como consecuencia de sus particulares propiedades físicas y la lenta tasa de recuperación que presentan, y por ende la estructura poblacional de las formas de vida que alberga se ve alterada. En términos generales, las especies exóticas se están expandiendo a nuevos ambientes adecuados para su establecimiento (GREENSLADE & CONVEY, 2012; COULSON *et al.*, 2013; SHAW & BENEFER, 2015). La distribución de la fauna del suelo en dichos ambientes está regulada por la contingencia histórica, las barreras geográficas al movimiento, y la disponibilidad local de condiciones ambientales adecuadas para la persistencia de las especies (CONVEY *et al.*, 2014). Además, hay que tener en cuenta que los eventos estocásticos también están implicados en la colonización de especies exóticas en la Antártida. En este sentido, la dispersión aérea puede conducir a la colonización por parte de estas especies (HAWES *et al.*, 2007). La mayoría de estos organismos no se establecen en la Antártida, sin embargo, algunos logran asentarse con éxito e incluso pueden llegar a desplazar a las especies nativas, convirtiéndose en organismos invasores. Sin embargo, la relación entre la riqueza de especies exóticas y nativas puede variar en función del tipo de impacto humano considerado y de los parámetros edáficos y ambientales (CONVEY *et al.*, 1999; HUGHES *et al.*, 2005; HUGHES & WORLAND, 2010; MOLINA-MONTENEGRO *et al.*, 2012; CONVEY *et al.*, 2014).

Una segunda amenaza para la conservación de este grupo es el conjunto de las actividades humanas que se desarrollan en los suelos libres de hielo de la Antártida, principalmente en la región del Mar de Ross, la Península Antártica y las Islas Shetland del Sur. Estas zonas libres de hielo concentran los principales refugios históricos, las bases científicas y la actividad turística. El turismo en la Antártida se remonta al año 1891, cuando los primeros turistas se embarcaron en los buques de abastecimiento de las islas subantárticas. El turismo marítimo a la Antártida tal y como lo conocemos hoy en día, es decir, expediciones en grandes buques y desembarco en zódiacs, comenzó el 16 de enero de 1958. Este primer viaje, partió de Ushuaia (Argentina) con 98 pasajeros y visitó las islas Decepción, Melchior, Cámara y Brown (JENSEN & VEREDA, 2016). Desde entonces, la intensidad y diversidad de las actividades humanas en la Antártida ha incrementado de forma excepcional. Algunos sitios como la Isla Cuverville registraron un total de 21094 desembarcos durante el año 2016 (Figura 2.3).

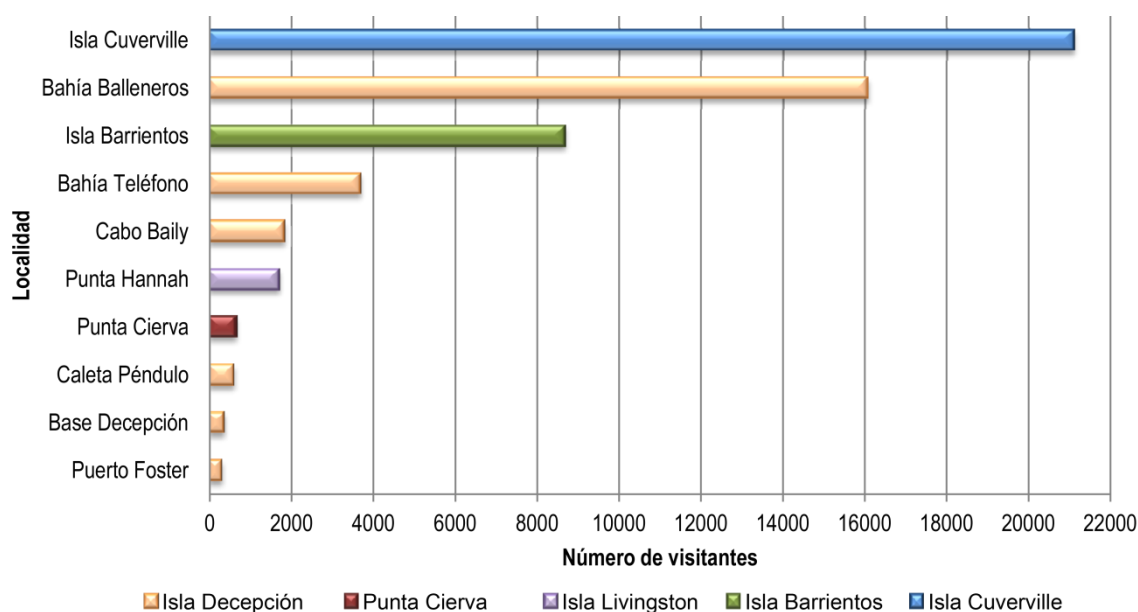


Figura 2.3. Número de visitantes registrados durante la campaña antártica 2016. Cada color representa una localidad distinta de la Antártida marítima. Datos obtenidos de INTERNATIONAL ASSOCIATION OF ANTARCTICA TOUR OPERATORS (2016).

Todas las actividades que se desarrollan en la Antártida están reguladas por el Tratado Antártico. El Tratado Antártico se diseñó en el año 1959 y entró en vigor en 1961. La normativa se aplica a toda la zona que se encuentra por debajo de 60° S de latitud y establece, entre otras cosas, la prohibición de actividades militares, pruebas nucleares, y la conservación de las formas de vida en la Antártida. Por lo tanto, el legado de contaminación de las expediciones científicas y/o militares previas a la entrada en vigor del Tratado Antártico seguramente sea mayor que lo que aporta el turismo actualmente (TIN *et al.*, 2009). El origen de las actividades humanas en la Antártida se remonta al siglo XVIII, con los primeros cazadores de focas y ballenas. Uno de los impactos humanos más frecuentes en la Antártida es el derivado de la contaminación por aguas residuales y química, a través de los metales pesados, el

vertido de combustible o la acumulación de residuos, y la búsqueda de productos químicos y material genético de valor comercial (TIN *et al.*, 2009). A principios del siglo XXI, comienza un conjunto de presiones humanas en constante evolución, es decir, la investigación científica y sus infraestructuras asociadas que dominan durante cinco décadas, y el turismo que se desarrolló posteriormente como la actividad de crecimiento más rápido (TIN *et al.*, 2008). Todas las actividades humanas, y el tipo de contaminación que podrían desencadenar en el medio, conllevan un riesgo importante para la estabilidad de los suelos, y por consiguiente para la fauna edáfica.

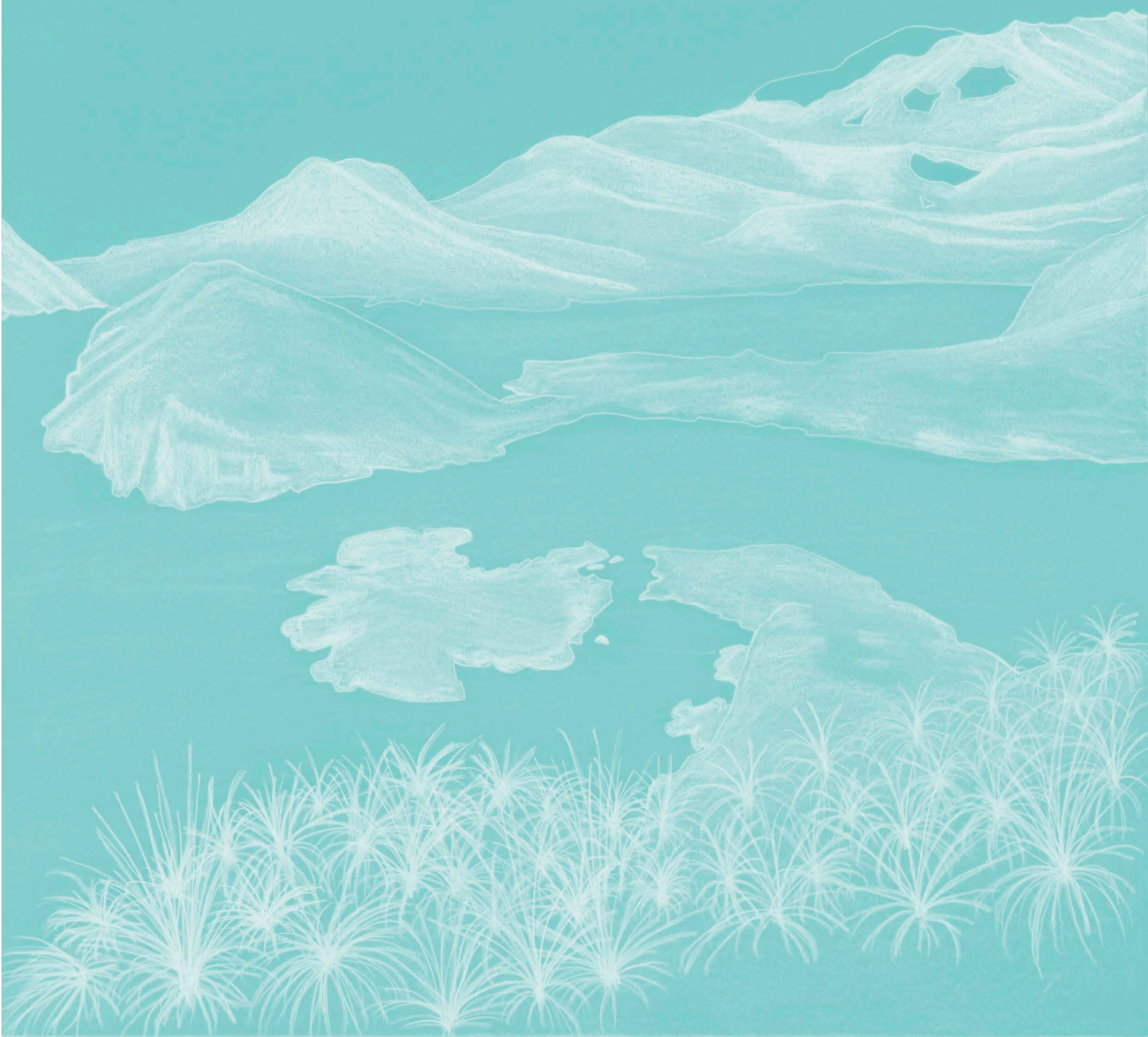
Uno de los impactos humanos directos con efecto inmediato en la composición de la fauna edáfica es el que resulta del tránsito de visitantes en senderos de la Antártida, que implica la compactación del terreno. La compactación se define como un agrupamiento de las partículas individuales del suelo, desencadenando una reducción del espacio intersticial (MANNING, 1979). Este proceso provoca cambios en los movimientos del agua y el aire, la capacidad de penetración de las raíces, la capacidad de germinación de semillas y en el hábitat disponible para los organismos edáficos. En general, los suelos más propicios a la compactación son aquellos que presentan un amplio rango de tamaños de partículas, como es el caso de los suelos de textura abierta, con un bajo contenido en materia orgánica o saturados en agua cuando son pisoteados, tales como los suelos pardos antárticos o los criosoles, y por lo tanto los suelos de la Antártida marítima son propensos a esta alteración. Hay que tener en cuenta que el grado de compactación varía estacionalmente, produciéndose una recuperación durante el invierno austral, por efecto de la falta de uso y, sobre todo, por efecto de los procesos de gelifracción y crioturbación (TEJEDO *et al.*, 2009). Además, la compactación se ve afectada por la presencia de permafrost, típica de los criosoles, que desencadena una elevada compactación como consecuencia de la agregación y consolidación de los componentes sometidos a bajas temperaturas. En este contexto, las pisadas de los visitantes en senderos antárticos comprometen la comunidad colembológica (TEJEDO *et al.*, 2014).

Por otro lado, el impacto humano indirecto puede generar una gran alteración en las comunidades de fauna edáfica mediante la introducción de especies exóticas, tal y como se comenta anteriormente. Los humanos podrían actuar como un vector de dispersión de flora y fauna entre diferentes regiones de la Antártida, tal y como se ha constatado en Georgia del Sur (subantártica) a través de los vehículos de trabajo (excavadoras) empleados (HUGHES *et al.*, 2010). La translocación de flora entre diferentes regiones podría alterar sustancialmente las comunidades edáficas nativas como consecuencia de la alteración de las propiedades edáficas. Los estudios de FRENOT *et al.* (2005) apuntan en esta dirección, de manera que propone alteraciones en diferentes localidades como consecuencia del establecimiento de flora exótica. Así, en la Isla Kerguelen (subantártica) se espera que las poblaciones de la gramínea invasora *Poa annua* L. aumenten desencadenando una disminución de las comunidades de

invertebrados terrestres nativos, mientras que en la Isla Heard (subantártica) se espera el establecimiento de especies exóticas ligadas a la presencia de *P. annua* (FRENOT *et al.*, 2005). Un patrón parecido sigue la gramínea invasora *Poa pratensis* L. en la Antártida (PERTIERRA *et al.*, 2013a). Estas especies poseen un intrincado sistema de raíces que podría impedir el crecimiento de otras plantas (BOSY & READER, 1995; HENDRICKSON & LUND, 2010), desencadenando unas consecuencias negativas para la flora y la fauna autóctonas, las cuales están adaptadas a las condiciones antárticas (TILBROOK 1967b; RUSSELL *et al.*, 2014).

CAPÍTULO 3

ZONAS DE ESTUDIO



En este capítulo se definen las áreas de estudio consideradas en la presente tesis. Se describen para cada una de ellas su ubicación, la geomorfología, la fauna y la flora más representativas que proporcionan el sustento general para comprender los procesos subsecuentes analizados en esta investigación. Se aportan datos de edafología en las regiones libres de hielo de la Antártida marítima, poniendo especial énfasis en los suelos ornitogénicos y geotermales propios de las áreas analizadas.



La Antártida comprende un área de $13,97 \times 10^6 \text{ km}^2$ y es el quinto continente más grande, de los siete que conforman el planeta Tierra (STONEHOUSE, 2002). Sólo el 0,35% de toda esta masa de tierra está libre de hielo (BOCKHEIM, 2014).

En función de la similitud que existe entre las comunidades de flora y fauna, tal y como consideran CHOWN & CONVEY (2006) y THOMAS *et al.* (2008), la Antártida se divide históricamente en tres regiones biogeográficas (Figura 3.1): subantártica, marítima y continental (SMITH, 1984; LONGTON, 1988).

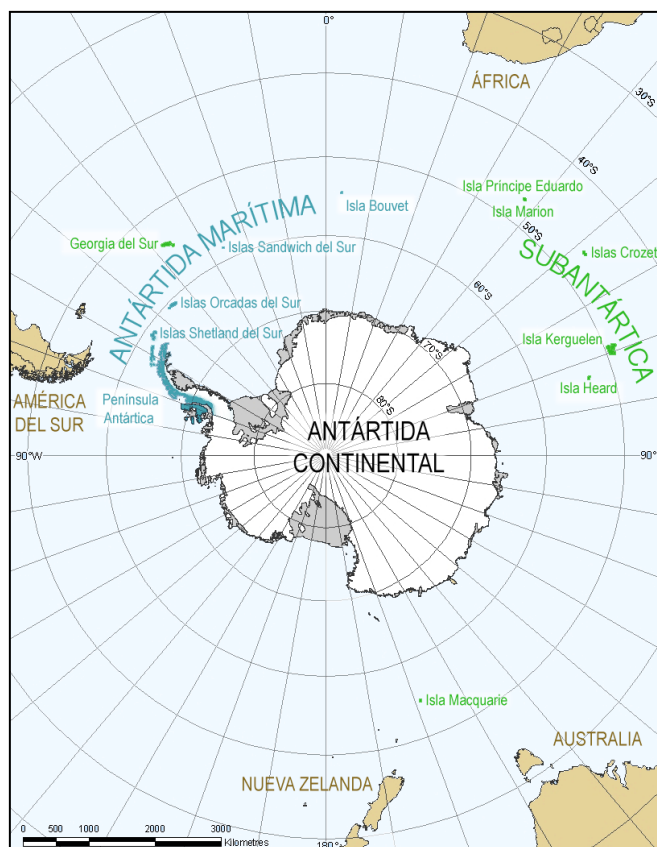


Figura 3.1. Mapa con las tres regiones biogeográficas que conforman la Antártida. Las regiones biogeográficas corresponden a: ○ Continental ● Marítima ● Subantártica. Datos obtenidos de THOMAS *et al.* (2008). Mapa modificado de AUSTRALIAN ANTARCTIC DATA CENTRE (2016).

La Antártida continental está formada por la mayoría del continente Antártico, excepto la costa oeste de la Península Antártica e islas cercanas, que pertenecen a la Antártida marítima. Ésta incluye dichas regiones, además de la Isla Bouvet y los archipiélagos de Shetland del Sur, Orcadas del Sur y Sandwich del Sur. La región subantártica comprende los principales grupos de islas de los Océanos del Sur (Georgia del Sur, Marion, Príncipe Eduardo, Crozet, Kerguelen, Heard y Macquarie), las cuales se encuentran en las inmediaciones del frente polar antártico (CONVEY, 1996). La separación entre la Península Antártica y el continente se establece en la discontinuidad biogeográfica denominada Línea de Gressitt, localizada en la latitud 72° S (CHOWN & CONVEY, 2006).

Todas las localidades muestreadas en la presente tesis corresponden a la Antártida marítima. En esta región el clima es más benigno que en el continente. Durante el verano austral, la temperatura

aérea se encuentra por encima de los 0° C, permitiendo que tengan lugar los procesos de fusión del manto nival, los ciclos de hielo-deshielo, y la presencia de una capa activa en el suelo. En invierno la temperatura cae hasta -15° C (KENNEDY, 1993). Las precipitaciones estivales se sitúan en torno a los 25 a 100 mm y la humedad relativa media ambiental es del 80-90%, constante para todo el año. En este contexto, hay una elevada disponibilidad hídrica, tanto en el suelo como en la atmósfera, lo que implica una ventaja para los Colémbolos, frente a las condiciones tan severas de la Antártida continental, donde se han llegado a registrar -89,5° C en la Base Rusa Vostok y una humedad relativa inferior al 10% cuando soplan los vientos catabáticos. Por ende, la biodiversidad en la Antártida marítima es mayor que en la Antártida continental, aunque menor que en la región subantártica (SERRANO, 2003; THOMAS *et al.*, 2008).

En referencia a las zonas de estudio analizadas en la presente tesis, se hace necesario abordar una descripción de la situación geográfica, la geomorfología, la vegetación y la fauna predominantes en la Antártida marítima, subantártica y continental, con un nivel de detalle mayor en el caso de la Antártida marítima, que es donde se centran los estudios de campo realizados. Además, se describen los suelos típicos de la Antártida marítima, en los que se han obtenido las comunidades de fauna edáfica y las muestras de suelos.

3.1. ISLAS SHETLAND DEL SUR

Las Islas Shetland del Sur conforman el archipiélago que se encuentra en la región más septentrional de la Península Antártica, entre el Paso de Drake y el Estrecho de Bransfield (Figura 3.2). El archipiélago está compuesto por las islas mayores, tales como: Elefante, Clarence, Rey Jorge, Nelson, Robert, Greenwich, Livingston, Decepción, Snow, Smith y Low. Además, las Islas Shetland del Sur comprenden una serie de islas menores (Media Luna, Pingüino, Gibbs, Bridgeman) y archipiélagos, entre los que cabe destacar el archipiélago de Aitcho (Figura 3.2). Las zonas libres de hielo de las islas Shetland del Sur abarcan el 10% de la extensión de todo el archipiélago (SERRANO, 2003).

El archipiélago de las Shetland del Sur cuenta con 17 bases científicas, de las cuales dos son españolas: la Base Juan Carlos I (Isla Livingston; Península Hurd) y la Base Gabriel de Castilla (Isla Decepción). Ambas operan anualmente durante el verano austral (diciembre a marzo).



Figura 3.2. Mapa mostrando la Antártida marítima (Islas Shetland del Sur y Península Antártica). En rojo figuran las regiones muestreadas. Adaptado de OpenStreetMap.

3.1.1. ISLA BARRIENTOS

La Isla Barrientos ($62^{\circ} 24' S$, $59^{\circ} 47' W$) se sitúa en el archipiélago de las Islas Aitcho, entre las islas Robert y Greenwich, en el archipiélago Shetland del Sur (Figura 3.2). La costa norte de la isla tiene una longitud de 1,5 km y está dominada por acantilados empinados de hasta 70 m de altura, con una pendiente suave hacia el sur. Los extremos oriental y occidental de la isla se caracterizan por la presencia de playas empedradas de arena negra. Además, el extremo occidental presenta afloramientos columnares de basalto.

La vegetación de la isla se caracteriza por la presencia de una extensa alfombra de musgo en la parte central de la misma, con *Sanionia* como género dominante. Predominan las especies *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske y *Sanionia georgicouncinata* (Müll. Hal.) Ochyra & Hedenäs. *S. uncinata* forma comunidades monoespecíficas o comunidades mixtas con *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L. Sm. y *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb., junto con otras especies secundarias. Frecuentemente, encontramos *S. georgicouncinata* con *Wanstorfia fontinaliopsis* (Müll. Hal.) Ochyra, pero también forma extensas alfombras monoespecíficas. Se observa la presencia de diferentes líquenes crustáceos, tales como *Xanthoria* spp. o *Caloplaca* spp. El alga verde *Prasiola crista* (Lightfoot) Kützinger se extiende por toda la isla, especialmente en los ambientes más nitrificados.

La fauna de la isla es variada, incluyendo: pingüinos Papúa (*Pygoscelis papua* (Forster, 1781)), pingüinos Barbijo (*Pygoscelis antarcticus* (Forster, 1781)), petreles gigantes antárticos (*Macronectes giganteus* (Gmelin, 1789)), gaviotas cocineras (*Larus dominicanus* Lichtenstein, 1823), págalos (*Catharacta* spp.), elefantes marinos del sur (*Mirounga leonina* (Linnaeus, 1758)), focas de Weddell (*Leptonychotes weddellii* (Lesson, 1826)) y lobos marinos antárticos (*Arctocephalus gazella* (Peters, 1875)) (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2014a).

La Isla Barrientos se caracteriza por la presencia de dos senderos principales, superior e inferior, que recorren la parte sureste de la misma.

3.1.2. ISLA GREENWICH

La Isla Greenwich (62° 30' S, 50° 44' W) (Figura 3.3) se ubica entre las islas Robert y Livingston (Figura 3.2). Se encuentra cubierta prácticamente en su totalidad por glaciares del tipo domos coalescentes, que ocupan las zonas centrales descendiendo mediante lenguas de desbordamiento sobre la costa (SERRANO, 2003).



Figura 3.3. Mapa de la Isla Greenwich. Adaptado de OpenStreetMap.

Punta Fort Williams se ubica en la costa noreste de la Isla Greenwich, formando parte de la Bahía Discovery (Figura 3.3). En esta zona es característica la escasa actividad glaciar, predominando las playas. Además, destaca la sucesión de lavas básicas (andesitas) (HORN & ARRELLANO, 1990; CORNEJO *et al.*, 1993).

En la isla se ubican dos estaciones científicas situadas en los extremos de la Bahía Discovery, la Base Pedro Vicente Maldonado (Ecuador) y la Base Arturo Prat (Chile) (Figura 3.3).

El 90,4% de los ambientes de Punta Fort Williams están cubiertos por rocas, piedras y clastos, el 9% corresponde a briófitos y el 0,6% al denominado clavel antártico (*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartling). Los briófitos se encuentran mayoritariamente en zonas planas con elevada humedad edáfica, mientras que *C. quitensis* se ubica en zonas altas con poca humedad. En la isla, también se encuentran líquenes como las comunidades de *Usnea* spp., *Verrucaria* spp. o *Caloplaca* spp. (VALVERDE & ARCOS, 1990; ORDÓÑEZ *et al.*, 2008).

La fauna de la zona consta de: pingüinos Papúa, pingüinos Barbijo, petreles gigantes antárticos en los lugares planos más elevados, cormoranes imperiales (*Phalacrocorax atriceps* King, 1828), págalos pardos (*Stercorarius antarcticus* (Lesson, 1831)) y gaviotines antárticos (*Sterna vittata* Gmelin, 1789). Además, se pueden encontrar elefantes marinos del sur, focas de Weddell y lobos marinos antárticos (HORN & ARRELLANO, 1990).

3.1.3. ISLA LIVINGSTON

La Isla Livingston (62° 48' S, 61° 15' W) se ubica entre las islas Greenwich y Snow (Figura 3.2), y es la segunda isla más grande del archipiélago de las Shetland del Sur, por detrás de la Isla Rey Jorge. La superficie de la isla comprende 845 km², de los cuales 80 km² están libres de hielo. El permafrost tiene un espesor de 25-75 cm, discontinuo por debajo de los 30 m de altura, e inexistente cerca del nivel del mar (NAVAS *et al.*, 2008).

La Isla Livingston se divide en tres zonas (HOBBS, 1968) (Figura 3.4):

a) Península de Byers. Constituye la zona libre de hielo más grande de la isla (Figura 3.4), formada por roca volcánica, gravas, arenas y conglomerados, con un buen sistema de drenaje, muchos arroyos activos en verano y más de 60 lagos. El terreno suave favorece la retención de agua, y en verano son comunes los suelos saturados de agua. El lago Bélgica es el mayor de la isla, con 587 m de largo, 112 m de ancho y 9 m de profundidad. Los lagos interiores son oligotróficos y presentan gran cantidad de sedimentos. Los lagos cercanos a la costa son relativamente salinos, especialmente en las playas President. Los suelos de la zona son del tipo criosol (bien drenados, sin horizonte humífero), con una cobertura de vegetación y nieve escasas, y muy influenciados durante el verano por la disponibilidad hídrica (NAVAS *et al.*, 2008). Además, son característicos los suelos ornitogénicos, especialmente en las proximidades de Punta Devils.



Figura 3.4. Mapa de la Isla Livingston. Adaptado de OpenStreetMap.

En la Península de Byers se localizan las playas del Sur ($62^{\circ} 39' S$, $61^{\circ} 05' W$), que presentan grandes extensiones de gravas y depósitos aluviales del Holoceno (Figura 3.4). En esta zona, se ubica un campamento internacional (Campamento Byers) (Figura 3.4), que consta de dos cabinas satélites gestionadas por España, una preparada para la investigación científica y otra para actividades domésticas. Además, la región cuenta con la mayor concentración de sitios históricos de la Antártida, tales como: restos de refugios, artefactos (ropa, materiales estructurales, etc.) y pecios de expediciones de caza de focas de principios del siglo XIX (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2016).

b) Zona glaciar. Se extiende desde la Península de Byers hasta el estrecho McFarlane (Figura 3.4), y termina en acantilados de 21 m de altura que caen sobre el mar. En la isla están presentes los glaciares de montaña, en concreto, encontramos glaciares de valle con lenguas de decenas de kilómetros de longitud y una anchura por encima de 5 m. En altura se ubican los glaciares de pared, y en las zonas montañosas de menor altitud los glaciares de circo (SERRANO, 2003).

c) Áreas montañosas. Se localizan en el sureste de la isla y constituyen uno de los complejos más inaccesibles de la misma (Figura 3.4).

Punta Hannah ($62^{\circ} 39' S$, $60^{\circ} 37' W$) es una península angosta localizada en la costa sur de Isla Livingston (Figura 3.4). El terreno consta de ondulaciones que suben hacia crestas afiladas y bordes de acantilados verticales situados a 30-50 m sobre el nivel del mar. Las pendientes y crestas más altas contienen pedregales y una veta de jaspe. Esta localidad se une a la playa de Bahía Walker por pendientes cubiertas de ceniza.

La Isla Livingston se caracteriza por la elevada diversidad florística y faunística. Respecto a esta última son características las poblaciones de *Parochlus steinenii* (Gercke, 1889) (Diptera: Chironomidae), único insecto alado autóctono de la Antártida, y de *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae) en lagos, arroyos y charcas de la Península de Byers. Cuando el clima es cálido y templado, pueden verse enjambres de dípteros adultos en los márgenes de los lagos. Además, en estas áreas lacustres hay poblaciones de *Boeckella poppei* Mrázek, 1901 (Crustacea: Copepoda) y *Branchinecta gaini* Daday, 1910 (Crustacea: Anostraca) (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2016).

En referencia a los vertebrados, se encuentran poblaciones de pingüinos Papúa, y pingüinos Barbijo, especialmente en Punta Devils y playas President, pingüinos Macaroni (*Eudyptes chrysolophus* (Brandt, 1837)), petreles gigantes antárticos, cormoranes imperiales, palomas antárticas (*Chionis alba* (Gmelin, 1789)), gaviotas cocineras, gaviotines antárticos, paíños vientre negro (*Fregetta tropica* (Gould, 1844)), petreles de Wilson (*Oceanites oceanicus* (Kuhl, 1820)), petreles blancos (*Pagodroma nivea* (G. Forster, 1777)), petreles dameros (*Daption capense* (Linnaeus, 1758)), págalos y alguna población aislada de correlimos culiblanco (*Calidris fuscicollis* (Vieillot, 1819)) en las playas del Sur. Regularmente permanecen en tierra elefantes marinos del sur, focas de Weddell, focas cangrejerías (*Lobodon carcinophagus* (Hombron & Jacquinot, 1842)), focas leopardo (*Hydrurga leptonyx* (de Blainville, 1820)) y lobos marinos antárticos (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2014c; ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2016).

La Isla Livingston ha sufrido poco impacto humano en comparación con otras islas vecinas del complejo Shetland del Sur, lo cual ha favorecido la ausencia de vegetación no autóctona hasta la fecha. Se han identificado alrededor de 56 especies de líquenes, 29 de briófitos, cinco de hepáticas y dos de fanerógamas. En el lago del cono Chester se encuentra el briófito acuático *Drepanocladus longifolius* Brotherus ex Paris, que crece a una profundidad de uno a varios metros y cubre la mayor parte del fondo lacustre. Además, las aguas lacustres presentan varias especies de diatomeas. En las pendientes más altas de Punta Hannah son características las comunidades de pasto antártico (*Deschampsia antarctica* É. Desv.), *C. quitensis*, *Xanthoria* spp. y *P. crispa*, que está muy difundida. La Bahía Walker está cubierta de grandes parches de musgo. También se extienden por toda la Península de Byers los tapetes de comunidades de cianobacterias *Leptolyngbya* spp. y *Phormidium* spp. (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2016).

3.1.4. ISLA DECEPCIÓN

La Isla Decepción (62° 57' S, 60° 38' W) es el volcán más activo de la cuenca del Estrecho de Bransfield (Figura 3.2). Constituye uno de los tres volcanes emergidos, junto con las islas Pingüino y

Bridgeman, que forma parte de la cadena volcánica desarrollada en el eje del rift que conforma el estrecho de Bransfield (CASELLI *et al.*, 2004). La Isla Decepción tiene una superficie de 98,5 km² (PERTIERRA *et al.*, 2014) y posee una estructura geológica compleja. Consiste en un escudo de edad Cuaternaria (SMELLIE, 2001) cuya base se extiende entre la Península Antártica y las islas Shetland del Sur. Su característica forma de herradura es la expresión directa de su estructura geológica, una caldera volcánica sumergida de 160 m de profundidad (DEHEYN *et al.*, 2005), relacionada con la dinámica extensional del Estrecho de Bransfield (BARALDO & RINALDI, 2000). Posee una bahía interior denominada Puerto Foster (Figura 3.5), de 11 km de diámetro, conectada con el mar a través de un estrecho canal, de unos 550 m, conocido como los Fuelles de Neptuno, que recibe este nombre por los fuertes vientos que soplan por esa abertura. Dentro de Puerto Foster encontramos algunos pequeños conos volcánicos sumergidos (SMELLIE, 2001).



Figura 3.5. Mapa de la Isla Decepción. Adaptado de OpenStreetMap.

La Isla Decepción posee una altura media de 350 m. La altura máxima (602 m) corresponde al Monte Pond. Una cadena montañosa recorre la isla en su totalidad, y la divide en una vertiente interna, ligada a la bahía de Puerto Foster y una vertiente externa, asociada a mar abierto (RISSE *et al.*, 1992). La vertiente externa es bastante uniforme. Se caracteriza por presentar un acantilado de 30-40 m de

altura que recorre toda la isla, y que es producto del retroceso que genera la acción marina. Aproximadamente el 50% de la vertiente este se halla cubierta de hielo permanente. La vertiente interna se ubica entre el cordón montañoso y Puerto Foster. En la cara interna oeste, hasta Bahía Teléfono, se encuentra el único sector de la isla donde se conserva el perfil original del volcán, con los materiales más antiguos de la isla, formados por flujos de lava de composición basáltica propios de la erupción estromboliana (BARALDO & RINALDI, 2000). El resto de la vertiente interna está ocupado por glaciares y/o sucesivas erupciones más jóvenes. La costa interna se caracteriza por la presencia de playas cortas con pendientes bajas, constituidas por material de origen volcánico y de tamaño lapilli.

Los glaciares de la Isla Decepción son domos de tipo temporal, sujetos a la fusión estival. Los tres sectores de la isla recubiertos de glaciares son el conjunto Monte Pond-Colina Goddard, Cresta Stonethrow y Monte Kirkwood. Las morrenas de ablación de la vertiente sur del Monte Kirkwood consisten en masas heterogéneas de material, de bordes romos, que se apoyan sobre plataformas de lava con sendas pingüíneas, como las de Collado Vapor (CRIADO *et al.*, 1992; SMELLIE, 2001). El volumen de agua que se moviliza es importante, sin embargo, la mayor parte se infiltra con rapidez en el piroclasto debido a la elevada porosidad del sustrato, por lo que la escorrentía superficial es escasa y está ligada al derretimiento de neveros o glaciares. En este contexto, los principales cauces permanentes en época estival son los arroyos de Playa Colatinas, Bahía Fumarolas, Caleta Péndulo y Bahía Balleneros (RISSE *et al.*, 1992).

Más del 50% de la isla está cubierta por glaciares de unos 100 m de espesor, menores que los que cubren islas vecinas, en algunos casos cubiertos por los piroclastos generados en las erupciones (glaciares negros). Los glaciares negros tienen continuidad en todo el frente de hielo que conforma la costa oriental de la isla. Entre Caleta Péndulo y Bahía Teléfono, los glaciares muestran un importante recubrimiento de piroclastos atribuibles en su mayoría a la erupción de 1970, que da nombre a Cráter 70.

El permafrost está presente a baja altitud, a 5 m sobre el nivel del mar, esporádico por debajo de los 10-15 m y discontinuo por encima (hasta los 30 m), con unas condiciones térmicas muy inestables y una marcada variabilidad. Por encima de los 30 m de altitud domina el permafrost continuo (SERRANO, 2003). Se trata de materiales que han estado sometidos a temperaturas por debajo de 0° C durante varios años, de modo que sus componentes se han agregado y consolidado por la acción del hielo. Esta estructura helada impide el drenaje y la penetración de los sistemas radiculares. Normalmente presenta una capa superior activa, de menos de 1 m de profundidad, que se congela durante el invierno austral y se derrite en el verano austral.

La Isla Decepción tiene el mayor número de especies vegetales poco comunes de toda la Antártida, en concreto 28 de los 54 tipos de musgo registrados en la isla, cuatro de las ocho agrimonias y 14 de los aproximadamente 75 líquenes son poco comunes. En relación a lo anterior, se han identificado 11 sitios singulares de interés botánico, que se corresponden con las Zonas Antárticas Especialmente Protegidas (ZAEP) de la isla. Las áreas geotermales más estables han desarrollado comunidades de briófitos complejas, en cuanto a diversidad y densidad. En la zona del Lago Cráter, hay una gran alfombra de musgo con predominio de la especie *Polytrichastrum alpinum*, y otra situada en la planicie al norte del lago donde predomina la especie *Sanionia uncinata*, que constituye una de las zonas de vegetación ininterrumpida más grandes de la isla. En Cerro Caliente destacan las áreas geotermales con varias especies singulares de musgos. Bahía Fumarolas contiene la flora más diversa de la isla, con varias rarezas antárticas. Cresta Stonethrow, zona geotérmicamente activa, se caracteriza por la presencia de varios musgos, líquenes y agrimonias muy poco comunes, tales como el liquen *Stereocaulon condensatum* Hoffm. que no se ha encontrado en ningún otro lugar de la Antártida. En Caleta Péndulo destacan los musgos *Racomitrium lanuginosum* Bridel y *Racomitrium heterostichoides* Cardot. Monte Pond cuenta con una alfombra de musgo, donde predomina la especie *Philonotis polymorpha* Kindberg y la agrimonia *Marchantia berteroana* Lehm. & Lindenb., que coloniza la periferia de la alfombra de musgo. Además, en esta alfombra de briófitos se localiza una especie de hongo venenoso. En el Lago Kroner se encuentran los musgos *Notoligotrichum trichodon* G. L. Smith y *Polytrichastrum longisetum* G. L. Smith, el liquen *Peltigera didactyla* (With.) J. R. Laundon, y toda una comunidad de algas única en su género. Punta Sudeste tiene la población más extensa de *Colobanthus quitensis* que se conoce en la Antártida (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2011).

También resultan relevantes otras localidades de la isla como son: Cabo Baily, Bahía Balleneros, Bahía Teléfono y Caleta Péndulo.

Cabo Baily (62° 58' S, 60° 30' W) es un promontorio rocoso situado en la costa sudeste de la Isla Decepción (Figura 3.5). El sitio comprende el extremo sur de una larga playa lineal, que se extiende a lo largo de la mayor parte del lado oriental de la Isla Decepción, y un valle estrecho que se eleva abruptamente en el interior de la isla hasta una cresta semicircular. Esta localización limita al norte con un gran glaciar y al sur con acantilados. Es característica la presencia de un arroyo de deshielo que fluye por el centro del valle durante el verano austral. A lo largo del arroyo de deshielo se observa una senda generada por los pingüinos, durante el período de reproducción, que se dirigen cuesta abajo hacia el mar y cuesta arriba hacia sus nidos. De ahí que en la zona sean notables las colonias de pingüinos Barbijo. Además, encontramos págalos pardos, petreles dameros, palomas antárticas y petreles gigantes antárticos. En tierra suelen permanecer los lobos marinos antárticos. Desde el punto

de vista botánico predomina en Cabo Baily el alga verde *P. crispa* (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2014e).

Bahía Balleneros (62° 59' S, 60° 34' W) es una playa de forma semicircular, formada por cenizas, de unos 2 km de largo, con pendiente suave (Figura 3.5). Las llanuras de depósitos de arroyos y sedimentos de arena y grava son comunes en sus orillas. En el lado occidental de la bahía se encuentra el Lago Kroner, único lago geotermal de la Antártida (DOWNIE, 2007). El cerro Ronald (103 m) está a 800 m al norte de la laguna, y justo al noroeste se elevan acantilados de glaciar escarpados con capas piroclásticas de color gris oscuro. El desmoronamiento de los peñascos Cathedral en el lado sudeste de Bahía Balleneros se conoce como la Ventana de Neptuno. Hay que destacar la presencia de terrazas fluviales bajas, detrás del sitio de la estación ballenera, y los restos del lahar que se formaron como consecuencia de la erupción del año 1969. En esta localización se reproducen gaviotas cocineras, gaviotines antárticos, petreles de Wilson y págalos. En Ventana de Neptuno anidan petreles dameros. En la zona se han avistado otras especies tales como cormoranes imperiales y palomas antárticas. La playa constituye un lugar de descanso para los lobos marinos antárticos, focas de Weddell, focas cangrejeras, focas leopardo, pingüinos Papúa y pingüinos Barbijo. En los afloramientos de escoria geotérmicamente activa, al este de la estación ballenera, se encuentran musgos y líquenes, que también crecen en las estructuras de madera, hierro y ladrillos, en los acantilados y en los bloques de gran tamaño de la Ventana de Neptuno. En este área se encuentran: *Usnea* spp., *Xanthoria* spp., *Caloplaca* spp. y *Deschampsia antarctica* (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2014d).

En Bahía Balleneros los edificios, las estructuras y otros artefactos datan del período comprendido entre los años 1906 y 1931, y representan los restos de las operaciones balleneras más importantes de la Antártida. Otros edificios, como la “Base B” británica constituyen un aspecto importante de la historia científica de la zona (1944-1969), designado el lugar como Sitio y Monumento Histórico N° 71 (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2014d).

Bahía Teléfono (62° 56' S, 60° 40' W) es una playa de pendiente suave que se extiende a un amplio valle, y se eleva bruscamente a una serie de cráteres volcánicos de unos 45 m de profundidad (Figura 3.5). Los acantilados de ceniza que forman los lados este y oeste del valle son restos de un cráter mayor, modificado durante la erupción de 1967, que amplió el mismo. El calor remanente todavía afecta a la playa y las piedras expuestas han adquirido una coloración anaranjada. Esta localización se caracteriza por la presencia ocasional en tierra de lobos marinos antárticos y focas de Weddell. La flora predominante consta de musgos y líquenes (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2014f).

Caleta Péndulo (62° 56' S, 60° 36' W) se originó principalmente a raíz de la erupción de 1969, y forma la mayor superficie de afloramiento de la Isla Decepción. Se localiza en la parte noreste de

puerto Foster (Figura 3.5). La playa, de pendiente moderada, está cubierta de cenizas y toba volcánicas. En las inmediaciones se encuentran los restos de la estación abandonada Presidente Pedro Aguirre Cerda (Chile), que han sido declarados Sitio y Monumento Histórico N° 76, tras su destrucción durante la erupción volcánica del año 1967. En este sitio no suele encontrarse fauna reproductora. Ocasionalmente hay págalos que anidan por la zona. Entre la vegetación se encuentran musgos y líquenes (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2014g).

3.2. PENÍNSULA ANTÁRTICA

La costa oeste de la Península Antártica constituye la región más septentrional del continente Antártico. Está formada por las costas (de norte a sur): Davis, Danco, Graham, Loubet, Fallières, Rymill y English. También forman parte de la Península Antártica el conjunto de islas, islotes y archipiélagos que confluyen frente a las costas anteriormente mencionadas, tales como las islas Amberes, Brabante, Biscoe, Lavoisier o Adelaida (Figura 3.6).



Figura 3.6. Mapa de la Península Antártica. Adaptado de OpenStreetMap.

Punta Cierva y las islas litorales próximas (Figura 3.2), han sido designadas como Zona Antártica Especialmente Protegida n° 134, debido a su inusual riqueza y diversidad de formas de vida (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2006).

Las localidades estudiadas en la Península Antártica son dos: Isla Cuverville y Punta Cierva (Figura 3.2).

3.2.1. ISLA CUVERVILLE

La Isla Cuverville ($64^{\circ} 41' S$, $62^{\circ} 38' W$) se encuentra en la parte norte del canal de Herrera, en la Península Antártica, entre la Isla Ronge y la Península Arctowski (Figura 3.2 y 3.7). La isla tiene una longitud de 2 km por 2,5 km, de los cuales dos tercios están cubiertos por un casquete glaciar permanente. La costa norte de la isla está formada por una playa de pedregullo y rocas grandes de 1,5 km de largo, aproximadamente, con acantilados empinados en la costa sur cubiertos de vegetación hacia el este y pendientes suaves hacia el oeste.



Figura 3.7. Mapa de la Isla Cuverville. Se aprecia la posición de la isla en la Costa Graham. Adaptado de OpenStreetMap.

En la isla encontramos dos especies vegetales singulares: el pasto antártico (*Deschampsia antarctica*) y el clavel antártico (*C. quitensis*), además de tapices de musgos y distintas especies de líquenes, tales como *Xanthoria* spp., *Buellia* spp., *Caloplaca* spp. y *Usnea* spp. (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2014b).

Con respecto a la fauna, en la isla confluyen varias especies de aves: pingüinos Papúa, gaviotas cocineras, gaviotines antárticos, palomas antárticas, cormoranes imperiales, petreles de Wilson, págalos, petreles blancos y petreles dameros. Con frecuencia, se encuentran en tierra focas de Weddell y lobos marinos antárticos. Las focas leopardo suelen cazar cerca de la costa de Isla Cuverville (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2014b).

3.2.2. PUNTA CIERVA

Punta Cierva (64° 09' S, 60° 57' W) se localiza en la parte norte de la Costa de Danco (Figura 3.6). La zona comprende el área libre de hielo entre la costa sudoeste de Caleta Cierva y la costa noreste de la Caleta Santucci (Figura 3.8).



Figura 3.8. Mapa de Punta Cierva. Adaptado de OpenStreetMap.

Punta Cierva se caracteriza por la presencia de tres cumbres alineadas en dirección este-oeste (cerro Mojón, cerro Escombrera y cerro Chato), definiendo una ladera de pendiente fuerte hacia el sur, cubierta permanentemente por nieve, y otra ladera de pendiente moderada a suave hacia el norte (280-300 m de altitud), libre de nieve durante el verano austral (Figura 3.8).

La zona es rica en especies, tanto animales como vegetales, en algunos casos excepcionales. El área oriental, de pendiente suave, presenta distintas comunidades de algas y parches de musgos dispersos entre los grupos de grandes rocas de granito, principalmente de *Andreaea* sp. y *Polytrichum juniperinum* Hedwig (MATALONI *et al.*, 2000). En las zonas húmedas, dominan las alfombras de *S. uncinata*, que junto con otras comunidades de briófitos pueden llegar a cubrir áreas de más de 100 m². En las áreas secas, sobre las rocas, dominan las comunidades de líquenes de *Usnea* spp. y *Xanthoria* spp. Son características las formaciones de *D. antarctica* y *C. quitensis*. Además, hay unas 20 especies de hongos. Destaca la presencia de la especie de gramínea no nativa *Poa pratensis*, que se está expandiendo debido a los cambios ambientales registrados en la zona (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2013).

En referencia a la fauna, son comunes las poblaciones de pingüinos Papúa, pingüinos Barbijo, petreles gigantes antárticos, palomas antárticas, gaviotas cocineras, gaviotines antárticos, petreles de Wilson, petreles dameros y págalos (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2013).

3.3. REGIÓN SUBANTÁRTICA

La región subantártica está formada por un conjunto de islas circumpolares, algunas de ellas de carácter volcánico. Las islas que forman parte de esta región son: Georgia del Sur, Príncipe Eduardo, Marion, Crozet, Kerguelen, Heard y Macquarie (Figura 3.1).

La temperatura media ambiental en las islas subantárticas es de 0° C durante el invierno austral y por encima de los 5° C durante el verano austral, y la precipitación se sitúa en torno a 100 a 200 mm (KENNEDY, 1993). Debido al clima suave y húmedo de las islas subantárticas, se favorece el crecimiento de la vegetación. De ahí que esta región biogeográfica presente una flora más diversa que las regiones marítima y continental. Destacan las formaciones de *Parodiochloa flabellata* (Lam.) C. E. Hubb. en el límite costero, las praderas de herbáceas y las formaciones de musgos y líquenes dispersos. Entre las especies más frecuentes y abundantes se encuentran *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl, *Acaena tenera* Albov, *Callitriche antarctica* Engelm. ex Hegelm., *Colobanthus subulatus* (d'Urv.) Hook. fil., *C. quitensis*, *D. antarctica*, *Hymenophyllum falklandicum* Bak., *Montia fontana* L., *Poa flabellata* (Lam.) Raspail, *Ranunculus bitermatus* Sm., y comunidades de *Marchantia* spp. (BRITISH ANTARCTIC SURVEY, 2017).

La fauna es variada, con presencia de pingüinos Papúa, pingüinos de Schlegel (*Eudyptes schlegeli* Finsch, 1876), pingüinos Rey (*Aptenodytes patagonicus* J. F. Miller, 1778), pingüinos Saltarrocas (*Eudyptes chrysocome* (J. R. Forster, 1781)), pingüinos Macaroni, cormoranes reales (*Leucocarbo albiventer* (Lesson, 1831)) palomas antárticas, petreles dameros, págalos, elefantes marinos del sur y lobos marinos antárticos.

3.4. REGIÓN CONTINENTAL

Una de las características fundamentales del continente Antártico es que se encuentra cubierto por una capa de hielo que se eleva unos 2000 m por encima del nivel del mar.

La temperatura media ambiental en el continente se encuentra por debajo de 0° C durante el verano austral y en torno a los -40° C durante el invierno austral, con una precipitación muy baja restringida a la disponibilidad de agua en estado líquido (KENNEDY, 1993). El permafrost es continuo por debajo de los 20 m de altitud, y en las zonas donde está ausente o es discontinuo o esporádico, presenta un desarrollo pobre (LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2012).

La región de la Antártida continental está formada por el continente Antártico, y se divide en dos zonas, Antártida Oriental y Antártida Occidental, separadas por las montañas Transantárticas (Figura 3.9). Esta cordillera se extiende desde el norte de la Tierra de Victoria, a lo largo del mar de Ross y de

la plataforma de hielo Ross, hacia las montañas Pensacola, adyacentes a la plataforma de hielo Ronne-Filchner, en el mar de Weddell (FAURE & MENSING, 2010).

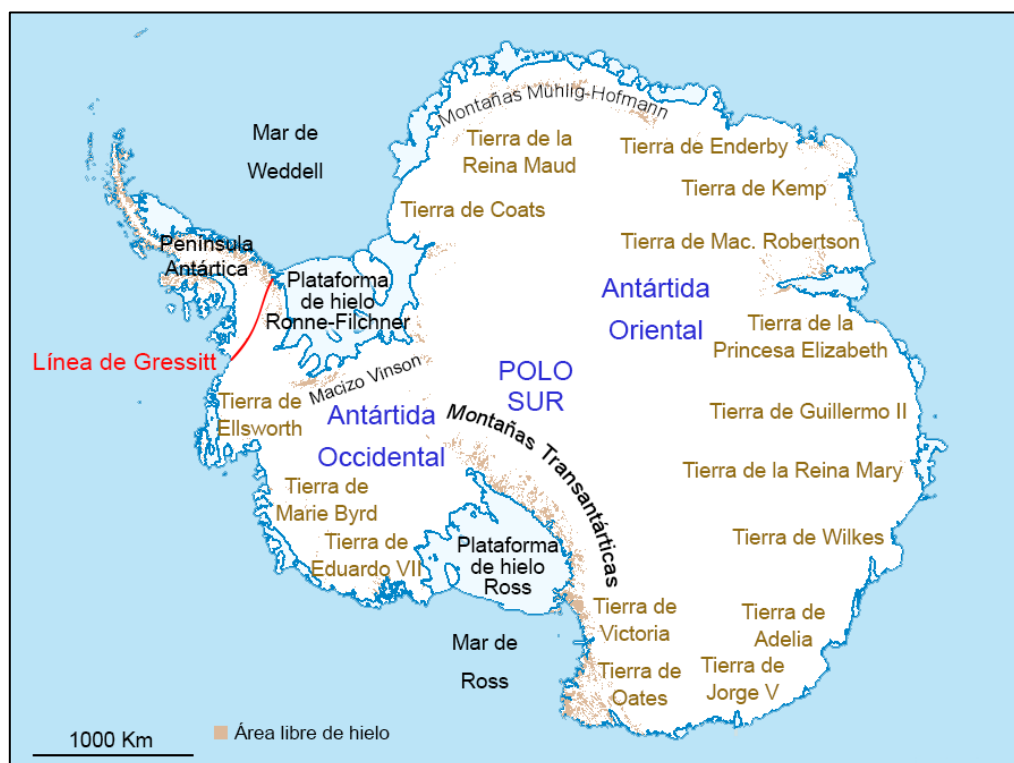


Figura 3.9. Antártida continental. Mapa generado con el programa QGIS. Capa desarrollada por el Instituto Polar Noruego.

La Antártida Occidental está formada por la Tierra de Eduardo VII, la Tierra de Marie Byrd, la Tierra de Ellsworth, la costa este de la Península Antártica y las plataformas de hielo de Ronne-Filchner y Ross. Esta parte de la Antártida se caracteriza por la presencia de costas irregulares con marcados accidentes geográficos, entre los cuales destacan las montañas de Ellsworth. En dichas montañas se encuentra el Macizo Vinson, la montaña más alta de la Antártida con 4901 m de altitud (Figura 3.9).

La Antártida Oriental está formada por la Tierra de Coats, la Tierra de la Reina Maud, la Tierra de Enderby, la Tierra de Kemp, la Tierra de Mac. Robertson, la Tierra de la Princesa Elizabeth, la Tierra de Guillermo II, la Tierra de la Reina Mary, la Tierra de Wilkes, la Tierra de Adelia, la Tierra de Jorge V, la Tierra de Oates, la Tierra de Victoria y el interior del continente. El interior de la Antártida Oriental se caracteriza por la presencia de una gran meseta donde se encuentran montañas de unos 3000 m de altitud, como el complejo montañoso que forma la Tierra de la Reina Maud. El pico más alto de dicho complejo es Jøkulkyrkja, en las montañas de Mühlig-Hofmann, con unos 3185 m de altitud. El Polo Sur se localiza en la meseta polar a 2835 m de altura (Figura 3.9).

Entre las formaciones vegetales del continente destacan el alga *P. crista*, los líquenes *Acarospora emergens* C.W. Dodge, *Acarospora gwynnii* C. W. Dodge & E. D. Rudolph, *Acarospora williamsii* Filson, *Candelariella antarctica* Filson, el hongo *Oevstedalia antarctica* (C.W. Dodge) Ertz & Diederich, y los

musgos *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Coscinodon lawianus* (J. H. Willis) Ochyra y *Syntrichia sarconeurum* Ochyra & R.H. Zander (BRITISH ANTARCTIC SURVEY, 2017).

Con respecto a la fauna, destacan los pingüinos Emperador (*Aptenodytes forsteri* G. R. Gray, 1844), que constituye la especie menos abundante de todas las especies de pingüinos antárticos, y los pingüinos Adelia (*Pygoscelis adeliae* (Hombron & Jacquinot, 1841)). Además, encontramos focas leopardo, focas de Weddell, focas de Ross (*Ommatophoca rossii* (Gray, 1844)) y focas cangrejas (BRITISH ANTARCTIC SURVEY, 2017).

3.5. EDAFOLOGÍA

Aunque sólo el 0,35% de la masa de tierra antártica se encuentra libre de hielo, constituye el ecosistema que alberga la fauna edáfica, objeto de este trabajo. Todos los puntos muestreados en la Antártida marítima, y aquellos extraídos de la bibliografía consultada, corresponden siempre a suelos libres de hielo.

Las propiedades de los suelos (disponibilidad hídrica, duración a la cual el terreno excede de los 0° C, nivel de sales solubles, pH, abundancia relativa de nitrógeno orgánico e inorgánico o cantidad de carbono orgánico), el aporte de nutrientes de las aves y mamíferos marinos, la variación en la distribución del permafrost, la proliferación de las actividades turísticas y científicas y el incremento en la temperatura media atmosférica de 1 a 3° C en los últimos 50 años, influyen en la distribución y abundancia de la fauna edáfica en la Antártida (TURNER *et al.*, 2005; BOCKHEIM, 2014; O'NEILL *et al.*, 2015). De esta manera, se encontrará una composición faunística distinta de unos tipos de suelos a otros (MATALONI *et al.*, 2010).

Como sucede en otras regiones de la Tierra, los suelos de la Antártida están influenciados por diferencias regionales en el clima y la edad de los materiales que los conforman. Asimismo, son importantes los procesos geoquímicos que originan el suelo, determinando una composición, textura, y tipo de drenaje característicos para los suelos de la Antártida.

El clima influye directamente en la temperatura y humedad edáficas. La temperatura atmosférica y la precipitación determinan los procesos y el ritmo de alteración y transformación del suelo. La influencia térmica atmosférica en el suelo comprende entre 50 y 250 cm de profundidad, y en función de la presencia o ausencia de permafrost varía el régimen térmico del suelo (SERRANO, 2003).

La variación del clima en la Antártida marítima tiene importantes efectos sobre las propiedades del suelo. De esta manera, la temperatura se sitúa por encima de los 0° C durante el verano austral, desencadenando los ciclos de hielo-deshielo que controlan la cantidad de agua disponible para la

formación del suelo y la presencia de biota, y desciende por debajo de -15°C durante el invierno austral limitando la capa activa (KENNEDY, 1993).

La existencia de suelos, propiciada por las condiciones climáticas y el sustrato, favorece la cobertura vegetal. La presencia de plantas vasculares, criptógamas y briófitos desencadena el desarrollo del suelo, aunque con una influencia muy limitada.

En la Antártida marítima, la presencia de abundantes precipitaciones, la disponibilidad hídrica estival con zonas saturadas o lacustres, la elevada humedad atmosférica, procedente de la influencia de las brisas marinas, y la radiación solar determinan la presencia de formaciones vegetales más complejas y variadas en relación a la Antártida continental, y por ende las comunidades edáficas son más diversas.

3.5.1. PROCESOS DE FORMACIÓN

Los procesos geoquímicos dominantes en los suelos de la Antártida son la rubificación, carbonatación, humificación, crioturbación, podzolización, formación de permafrost y fosfatización. Todos estos procesos son igualmente dominantes en la Antártida marítima, aunque la mayor humedad, con respecto a la Antártida continental, produce en el suelo una gran acumulación de materia orgánica en superficie (BALKS *et al.*, 2013). En las zonas costeras, sobre todo en pingüíneras abandonadas se desarrolla especialmente la podzolización mientras que la fosfatización tiene lugar en las pingüíneras activas (BOCKHEIM, 2014; SIMAS *et al.*, 2015).

3.5.2. COMPOSICIÓN Y TEXTURA

La composición y la textura son propiedades claves para la determinación de la capacidad de drenaje de los suelos y la identificación del tipo de suelo.

Con respecto a la composición, los suelos de la Antártida marítima se caracterizan por presentar una menor concentración de sales y mayor concentración de carbono orgánico, fósforo, calcio y magnesio que aquellos de la Antártida continental (BALKS *et al.*, 2013; BOCKHEIM, 2014; SIMAS *et al.*, 2015). Con respecto a la textura, los suelos son de grano grueso (fragmentos $> 2\text{ mm}$), con predominio de arenas ($< 2\text{ mm}$) en la fracción mineral.

Estas dos variables determinan la capacidad de drenaje, que se define como la capacidad que presenta un suelo de permitir la infiltración de agua acumulada en depresiones topográficas del terreno. En función del drenaje de los suelos, estrechamente relacionado con el permafrost y la capa activa, se establece una clasificación de los suelos para la Antártida marítima (EVERETT, 1976; SERRANO, 2003):

a) Suelo sin drenaje. Son suelos minerales, sin horizonte humífero, caracterizados por la ausencia de hierro libre. La vegetación predominante está compuesta por musgos y algas.

b) Suelo pobremente drenado. Encontramos dos tipos: los suelos pobremente drenados sin horizonte húmico y los suelos pardos antárticos. Los suelos pobremente drenados sin horizonte húmico, son suelos que se desarrollan en laderas estables, parcialmente saturados, afectados por los procesos de gelifluxión y crioturbación, y carentes de vegetación, o con musgos y líquenes. Los suelos pardos antárticos son más ácidos que los anteriores, tienen un horizonte húmico con un contenido en materia orgánica de 4,5% y presentan fanerógamas.

c) Suelo bien drenado. Dentro de esta categoría podemos diferenciar dos tipos: criosoles y ornitogénicos. Los criosoles, carecen de horizonte húmico y presentan líquenes y musgos. Los suelos ornitogénicos están asociados a las colonias de aves que ocupan las zonas deglaciadas de la Antártida marítima. La riqueza orgánica permite la colonización por numerosas especies vegetales.

3.5.3. TIPOS DE SUELOS EN LA ANTÁRTIDA

Según la taxonomía del suelo, en la Antártida se reconocen cuatro tipos de suelos en función de sus propiedades físico-químicas: gelisoles, inceptisoles, histosoles y entisoles (SOIL SURVEY STAFF, 2010).

Los gelisoles son suelos jóvenes con poco desarrollo de perfil, afectados por el permafrost, y que dominan en la mayoría de las regiones antárticas. El resto de los tipos de suelo, se dan en áreas que carecen de permafrost, o donde éste es profundo, dominando los dos primeros en las regiones costeras. Los inceptisoles son suelos jóvenes poco desarrollados. Los histosoles son suelos orgánicos propios de zonas donde hay acumulación de derrubios orgánicos. Finalmente, los entisoles son suelos jóvenes muy poco desarrollados que exhiben propiedades de la roca madre (BOCKHEIM, 2014; SIMAS *et al.*, 2015).

3.5.3.1. Suelos de origen biológico

Los suelos de origen biológico en la Antártida son aquellos ligados a la actividad biológica de los vertebrados, en concreto de las aves y de los mamíferos marinos. La presencia de estos animales determina la composición de ciertos suelos en la Antártida.

Los suelos ornitogénicos se generan casi en exclusiva en las áreas ocupadas por grandes colonias de pingüinos, dada la elevada densidad de nidos que presentan estos en comparación con otras aves antárticas (QUINTANA *et al.*, 2000; CORIA *et al.*, 2011; FRETWELL *et al.*, 2012). Las pingüíneras se encuentran en lugares secos y elevados, normalmente a no más de 350 m de la línea de costa y hasta los 60 m de altitud. Los nidos de otras aves marinas (págalos, petreles, cormoranes o gaviotines) se encuentran a lo largo de la línea de costa, cerca de las pingüíneras, o en zonas libres de hielo menos accesibles (TATUR, 2002).

Los pingüinos actúan como biotransportadores de materia orgánica alóctona de origen marino, la cual es depositada en los ecosistemas terrestres a través del guano, principalmente (BOKHORST *et al.* 2007a). Pero también aportan nutrientes a los suelos mediante las plumas, cáscaras de huevo y los propios cadáveres de las crías y adultos que no sobreviven a la época de cría (TATUR, 2002). Esta fertilización favorece en algunas zonas a las comunidades vegetales próximas y a las poblaciones microbianas autóctonas (TATUR, 2002). Los citados aportes hacen que los suelos ornitogénicos se caractericen por tener un pH bajo, en torno a 4,5, una baja concentración de Ca^{2+} y Mg^{2+} , y un elevado nivel de fósforo procedente de las presas de los pingüinos, principalmente del fitoplancton marino, dominado por las diatomeas, y el krill (SIMAS *et al.*, 2015).

Al margen de los pingüinos, los elefantes marinos del sur causan un impacto significativo en los suelos antárticos. Esta especie restringe su actividad a las áreas cercanas a playas, donde forman grandes grupos en charcas poco profundas cercanas al mar, comúnmente denominadas revolcaderos. En estas zonas se produce un incremento en nutrientes, a través de la deposición de heces, orina y mudas de piel, aumentando considerablemente la concentración total de fósforo y amonio (PANAGIS, 1985; ERSKINE *et al.*, 1998; HAUS *et al.*, 2015).

Ambos tipos de suelos de origen biológico, los ornitogénicos y los generados por la presencia de revolcaderos de elefantes marinos del sur, se caracterizan pues por una mayor concentración de nutrientes disponibles, lo cual es aprovechado en su beneficio por diferentes organismos propios de la fauna edáfica entre los cuales se incluyen los Colémbolos (BOKHORST & CONVEY, 2016).

3.5.3.2. Suelos geotermales

Los hábitats geotermales de la Antártida son pequeños oasis de agua líquida y calor, que consisten en suelos minerales cercanos a fumarolas o fisuras asociadas a volcanes activos, como sucede en el caso de la Isla Decepción. En las zonas geotermales la temperatura del suelo puede llegar a 65° C, cerca de la boca de la fumarola, y alcanza una elevada humedad en el suelo propiciada por la fusión nival y la condensación del vapor (BARGAGLI *et al.*, 1996). Además, son característicos los gradientes físico-químicos de temperatura y pH en el entorno de las fumarolas. Por ejemplo, SOO *et al.* (2009) constataron en el Monte Erebus (Antártida continental) que las temperaturas del suelo decrecen desde los 65° C hasta los 3° C en la zona más alejada de la fumarola (a 55 cm de la boca de la fumarola), y el pH decrece desde 7 a 4 también en la zona más alejada de la fumarola.

La Isla Decepción se caracteriza por su intensa actividad geotermal. Desde la primera erupción registrada en la isla en el año 1842 (WILKES, 1845), la actividad fumarólica ha sido continua. Los gases emitidos por las fumarolas de la isla están formados principalmente por vapor de agua, gases ácidos

(H₂S, SO₂, CO₂), He, H, CH₄ y CO (ORTIZ *et al.*, 1987; AGUSTO *et al.*, 2004; CASELLI *et al.*, 2004). En la Isla Decepción, encontramos una serie de anomalías geotermales, con temperaturas comprendidas entre los 30° C y los 100° C, y tres campos de fumarolas en Caleta Péndulo, Bahía Balleneros y Bahía Fumarolas. Este último es el sitio más activo, con el conjunto de fumarolas más desarrollado de toda la isla. Dichas fumarolas se sitúan en la línea de costa y se encuentran sumergidas la mayor parte del tiempo, apareciendo en superficie sólo durante la marea baja (ORTIZ *et al.*, 1987). En Bahía Fumarolas son características las emanaciones sulfurosas, mientras que en Caleta Péndulo y Bahía Balleneros son predominantes las emanaciones de vapor de agua (AGUSTO *et al.*, 2004; CASELLI *et al.*, 2004).

En Bahía Fumarolas, los piroclastos de las bocas de las fumarolas están recubiertos por una pátina de piritas framboidales (agregados esféricos), y en un radio de 1,5-2 m se encuentran depósitos de azufre elemental (S₈). Además, son característicos los depósitos de cloruro de sodio y magnesio como consecuencia del incremento de cloruro de hidrógeno en los gases emergentes, que al disolverse con el agua disminuyen el pH y aumentan la concentración de cloruros alcanzando valores de sobresaturación (CASELLI *et al.*, 2004). A partir de la crisis sísmica de 1999, se incrementó el contenido de dióxido de azufre (SO₂) en las fumarolas, que desencadenó la formación de depósitos de azufre elemental (S₈) y sulfuro de hierro (FeS₂), con morfología framboidal, en la boca de la fumarola.

CAPÍTULO 4

MATERIAL Y MÉTODOS



Este capítulo comprende todas las técnicas utilizadas en la elaboración de esta tesis. Se citan las técnicas de recolección de las muestras, y las localidades y campañas antárticas en las que se obtuvieron. Se describen los procedimientos empleados en la medición de los parámetros edáficos y ambientales. Asimismo, se describe la preparación de los Colémbolos para su identificación al microscopio óptico. Se comentan los métodos aplicados para la obtención de los mapas y para la realización de la base de datos. Se citan todas las técnicas de análisis de datos empleadas en esta investigación.



4.1. RECOLECCIÓN DE LAS MUESTRAS

Debido a la distinta naturaleza de los estudios realizados para comprender la distribución de las especies de Colémbolos en la Antártida, el número de muestreos es prolijo y diferente en las distintas campañas antárticas. Para simplificarlo en esta sección, se citan las localidades muestreadas por campaña (Tabla 1 del Anexo 1), y se describen de forma sucinta los ambientes de la zona de muestreo y el número de muestras obtenidas.

En total se llevaron a cabo 280 muestreos en seis localizaciones diferentes de la Antártida marítima durante ocho campañas de campo. Las localidades estudiadas son: Isla Cuverville, Punta Cierva, Isla Livingston, Isla Decepción, Isla Greenwich e Isla Barrientos. Los muestreos se pueden dividir en dos grupos, en función del objetivo prioritario que se pretendía, es decir, censos de especies y estudios experimentales. La Figura 4.1 refleja los tipos de muestreos que se han realizado por localidad.

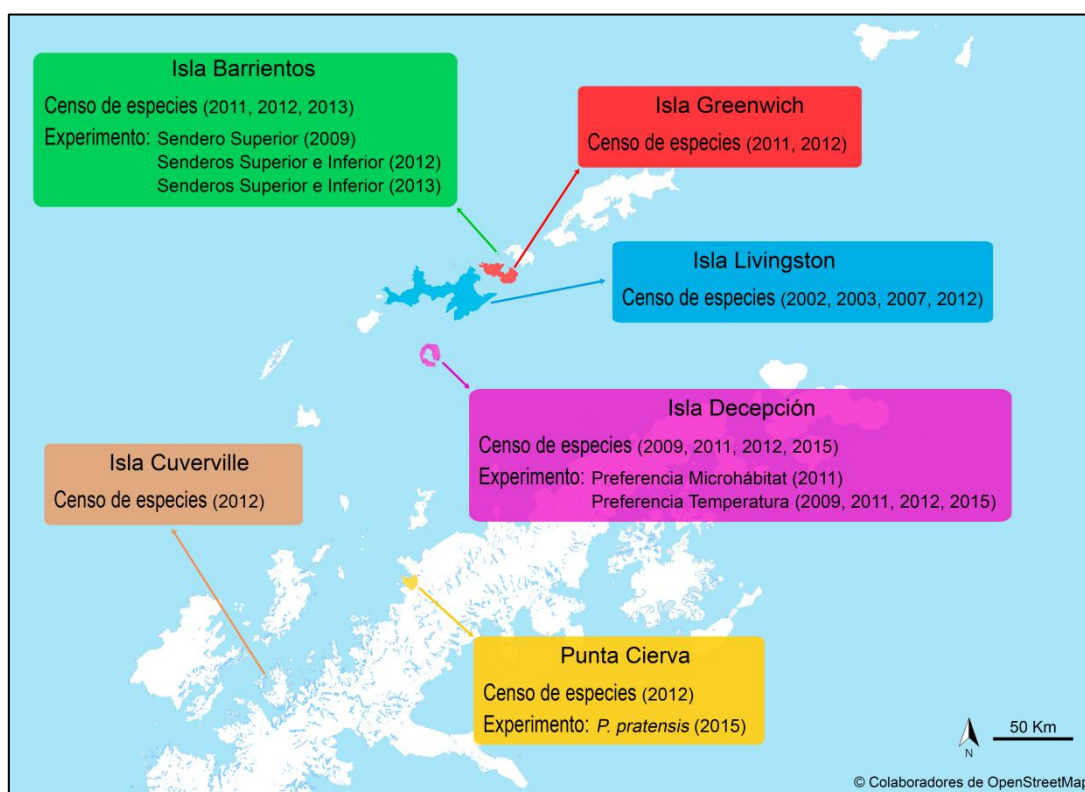


Figura 4.1. Localidades de la Antártida marítima muestreadas en la presente tesis. Se observa el tipo de muestreo efectuado y el año de la campaña antártica en que se efectuó. Adaptado de OpenStreetMap.

Con respecto al censo de especies, se llevaron a cabo un conjunto de 268 muestreos en la Antártida marítima. De estos registros, cinco corresponden a una serie de muestreos exploratorios realizados por el Dr. Eugenio Rico, durante las campañas 2002, 2003 y 2007, que se han identificado siete años después durante la presente tesis doctoral. Estas muestras fueron aportadas por dicho investigador para completar la revisión de las especies presentes en la Península Byers (Isla Livingston), motivo por el cual fueron procesadas varios años después de su toma, concretamente en

2014. Además, se tomaron 18 muestras en un muestreo exploratorio en Isla Barrientos y 18 muestras en un muestreo exploratorio para el análisis de la preferencia de hábitat de las especies de Colémbolos en Isla Decepción. Con respecto a los estudios experimentales, se han efectuado 15 muestreos experimentales en senderos de la Isla Barrientos y para el seguimiento de la fauna edáfica asociada a *P. pratensis* en Punta Cierva. Además, se efectúa un experimento en anomalías geotermales en Isla Decepción para analizar la influencia de la temperatura en la distribución de los Colémbolos.

CAMPAÑA ANTÁRTICA 2002

Durante la campaña antártica 2002, se muestrearon tres zonas diferentes de la Isla Livingston, en un primer muestreo exploratorio de áreas acuáticas. En concreto, se extrajeron tres muestras en tres arroyos de la Península de Byers: Petreles, Frío y Bélgica (Tabla 1 del Anexo 1).

CAMPAÑA ANTÁRTICA 2003

En la campaña antártica 2003, se realizó un muestreo exploratorio en la Isla Livingston, tomándose una muestra en el arroyo Bélgica, con el objetivo de completar el estudio realizado en la campaña anterior (Tabla 1 del Anexo 1).

CAMPAÑA ANTÁRTICA 2007

Se tomó una última muestra exploratoria en el arroyo Bélgica (Península de Byers, Isla Livingston) para comprobar si aumentaba la riqueza específica en este área con respecto a años anteriores (Tabla 1 del Anexo 1).

CAMPAÑA ANTÁRTICA 2009

En 2009 se llevaron a cabo dos muestreos exploratorios en la Isla Decepción y en la Isla Barrientos (Tabla 1 del Anexo 1).

En la Isla Decepción se muestreó una terraza sin vegetación en la localidad de Bahía Balleneros. Se tomaron datos de temperatura del suelo a 10 cm de profundidad.

En la Isla Barrientos, se tomaron tres muestras en cada uno de los 6 puntos del sendero superior que recorre la isla (Figura 4.2). La primera muestra se toma en el centro del sendero, y las otras dos a 50 cm a la derecha e izquierda del centro del sendero. La zona izquierda del sendero tiene una pendiente fuerte, y la derecha tiene menos pendiente y mayor índice de pisoteo, debido a que los turistas frecuentan esta zona en mayor medida, puesto que tiene menor pendiente. En cada punto se tomaron datos de resistencia a la penetración.

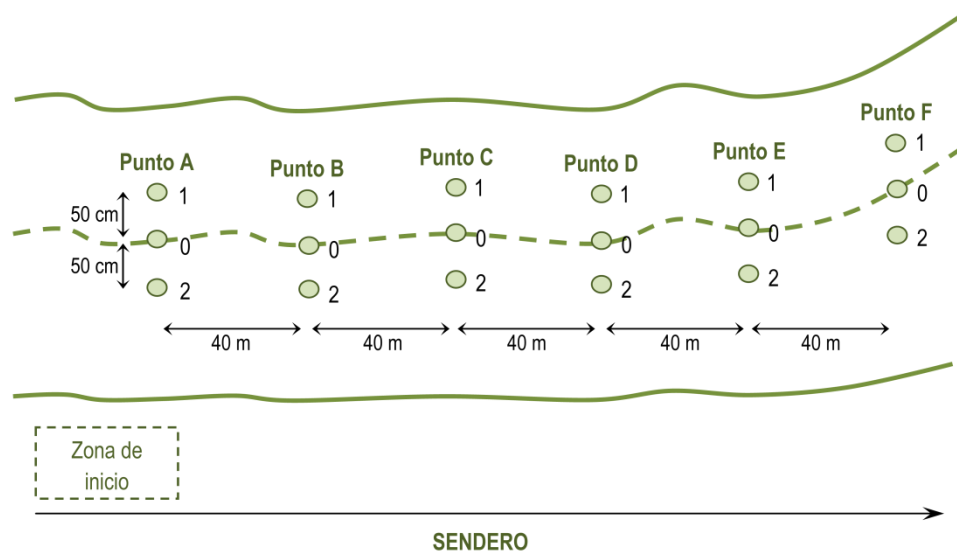


Figura 4.2. Esquema del sendero superior de Isla Barrientos muestreado en 2009. Se observan las zonas muestreadas (puntos). La línea discontinua indica el centro del sendero, y las líneas inmediatamente superior e inferior indican los límites del sendero.

Este sendero lo utilizan los turistas, considerándose el principal de la isla. Por lo tanto, este muestreo experimental tiene como objetivo detectar la presencia de alguna especie exótica ligada a la actividad turística.

CAMPAÑA ANTÁRTICA 2011

Durante esta campaña se llevaron a cabo un censo de especies y un muestreo exploratorio en la Isla Decepción. Además, se realizaron dos censos de especies en las islas Greenwich y Barrientos (Tabla 1 del Anexo 1).

En referencia al censo de especies en la Isla Decepción, se tomaron muestras en siete zonas diferentes de la isla, con el fin de estudiar la composición faunística de Colémbolos. Los puntos muestreados fueron los siguientes (Figura 3.5):

- ✓ Punta Collins. En este punto, se tomaron dos muestras en una zona de ladera con briófitos, mayoritariamente *P. alpinum* y comunidades de *Bryum* spp., *Sanionia* spp. y *Pohlia* spp.
- ✓ Lago Cráter. Se tomaron dos muestras en una zona de ladera con musgos, fundamentalmente *P. alpinum* junto con *S. uncinata*.
- ✓ Playa Colatinas. Se tomaron dos muestras en una zona de playa con algas marinas, correspondiente al nivel intermareal superior, donde se encuentran algas con gran cantidad de Colémbolos, que tienden a aprovechar este recurso disponible, y tres muestras en una zona de ladera con musgos.
- ✓ Bahía Teléfono. Se tomó una muestra en una ladera con briófitos.

✓ Cráter 70. Se tomaron dos muestras. La primera en un valle de fondo plano con el suelo congelado, pudiendo existir permafrost discontinuo en superficie, y la segunda en un camino con comunidades de *Pohlia* spp., *Bryum* spp., *Polytrichastrum* spp. y *Sanionia* spp. en las inmediaciones del mismo.

✓ Caleta Péndulo. En este caso, se tomó una muestra en una ladera con musgos, con alfombras de *P. alpinum* bien definidas; no se observa impacto alguno por pisoteo. En cambio un pájalo ha establecido ahí su nido afectando a la comunidad biológica.

✓ Bahía Balleneros. En esta zona se tomaron cuatro muestras, tres en una zona de ladera con musgos, fundamentalmente con *Pohlia* spp., *Bryum* spp. y *S. uncinata*, y otra en una zona de ladera con el suelo sin vegetación. Además, se tomaron otras ocho muestras en una terraza con vegetación (Tabla 1 del Anexo 1).

En cada punto, se anotaron datos de temperatura del suelo a 10 cm de profundidad.

Por otro lado, se llevó a cabo un muestreo exploratorio en la Isla Decepción. Se tomaron 18 muestras para analizar la preferencia de hábitat de los Colémbolos en una terraza con y sin vegetación en Bahía Balleneros. El muestreo se realizó siguiendo un diseño radial para evitar pisotear la zona a analizar. Para ello se generaron dos áreas experimentales de 10x10 m, correspondiendo 9 muestras a una zona con vegetación y 9 muestras a una zona de suelo sin vegetación (Figura 4.3). En cada punto, se anotaron la resistencia a la penetración en el suelo, la temperatura del suelo a 3 y 10 cm de profundidad y la cobertura de briófitos.

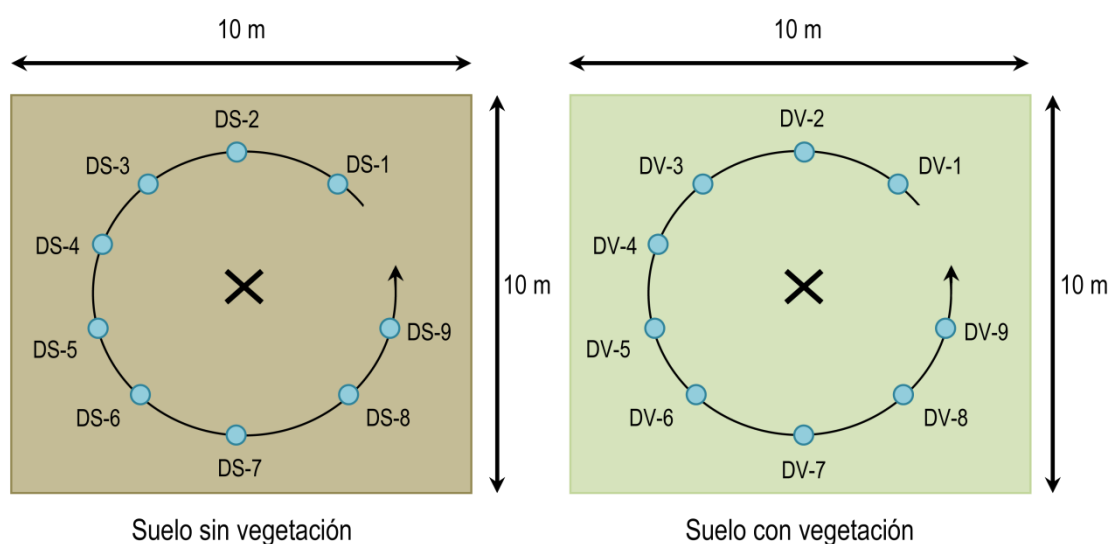


Figura 4.3. Esquema de la zona seleccionada en Bahía Balleneros en 2011. En el esquema figuran las dos zonas muestreadas sin vegetación (DS-1 a DS-9) y con vegetación (DV-1 a DV-9). Los puntos azules indican las zonas de toma de muestras y parámetros edáficos. Las aspas negras indican la posición del investigador.

Con respecto al censo de especies en la Isla Greenwich, se tomaron tres muestras en las inmediaciones de la Base Pedro Vicente Maldonado, en áreas con presencia de briófitos.

Finalmente, en la Isla Barrientos se llevó a cabo un primer censo exploratorio de especies. En total, se tomaron seis muestras, de las cuales tres corresponden a zonas de interior con alfombras de briófitos (*S. georgicouncinata*, *S. uncinata*, *B. pseudotriquetrum*, *P. alpinum*, *P. piliferum* y *C. purpureus*), otra a una zona con gran cantidad del alga *P. críspa*, y dos se tomaron en una zona intermareal de la playa.

CAMPAÑA ANTÁRTICA 2012

Durante el año 2012 se realizaron varios censos de especies y experimentos en senderos, tanto en la Península Antártica como en cuatro islas del archipiélago Shetland del Sur (Livingston, Decepción, Greenwich y Barrientos) (Tabla 1 del Anexo 1).

En la Isla Cuverville se tomó una muestra en una pingüinera de pingüino Papúa, con briófitos en las inmediaciones.

En Punta Cierva se realizó un censo de especies en una zona con presencia de pingüinos Papúa, con musgos dispersos en las zonas de influencia de la colonia.

En la Isla Livingston, se efectuó una serie de muestreos sistemáticos para completar el censo de especies en esta localidad. Para ello, se tomó una muestra en cada una de las 3 zonas seleccionadas: Punta Hannah, Punta Devils y Campamento Byers. Además, se tomaron cinco muestras en la Península de Byers (Figura 3.4).

Con respecto al censo de especies en la Isla Decepción, se tomaron nueve muestras en nueve zonas diferentes de la isla (Tabla 1 del Anexo 1):

- ✓ Collado Vapor. Se tomó una muestra en un suelo ornitogénico con una elevada concentración de guano, restos de plumas, y musgos en las inmediaciones de la colonia de pingüinos Barbijo.
- ✓ Bahía Fumarolas. Se tomó una muestra en una zona de intermareal próxima a la fumarola.
- ✓ Bahía Teléfono. Se tomó una muestra en una zona de playa.
- ✓ Playa Colatinas. Se tomó una muestra en una zona de playa con una elevada presencia de algas marinas.
- ✓ Caleta Péndulo. Se tomó una muestra en una playa con anomalías geotermales y presencia de algas marinas.
- ✓ Punta Macaroni. Se tomó una muestra en un suelo ornitogénico con presencia de pingüinos.
- ✓ Cabo Baily. Se tomó una muestra en un suelo ornitogénico con presencia de pingüinos.

✓ Bahía Balleneros. Se tomó una muestra en una zona de ladera con una alfombra de musgos en superficie.

✓ Punta Sudoeste. Se tomó una muestra en un suelo ornitogénico con presencia de pingüinos.

En cada una de las zonas muestreadas, se tomaron datos de temperatura del suelo a 10 cm de profundidad.

En la Isla Greenwich se tomó una muestra en el entorno de la Base Pedro Vicente Maldonado, con diferentes comunidades de briófitos en las inmediaciones.

En la Isla Barrientos se realizó un censo de especies en tres zonas diferentes de la isla, en concreto se tomaron: dos muestras en un suelo ornitogénico con presencia de pingüinos, dos muestras en una zona intermareal de playa y una muestra en un revolvedero de elefantes marinos del sur (Tabla 1 del Anexo 1).

Por otro lado, se llevó a cabo un muestreo en los senderos superior e inferior que cruzan la isla. Se tomaron tres muestras en cada uno de los senderos. En cada punto se anotaron los datos de resistencia a la penetración en el centro del sendero (zona de máximo impacto) y a ambos lados del mismo, a 50 cm (zonas control) (Figura 4.4). Además, se tomaron datos de temperatura del suelo mediante cuatro sensores térmicos del suelo situados: dos al principio y final del sendero superior y dos en la parte media y final del sendero inferior. También se tomaron muestras de suelo para la determinación de las propiedades físico-químicas, bioquímicas y microbiológicas (Tabla 1 del Anexo 1).

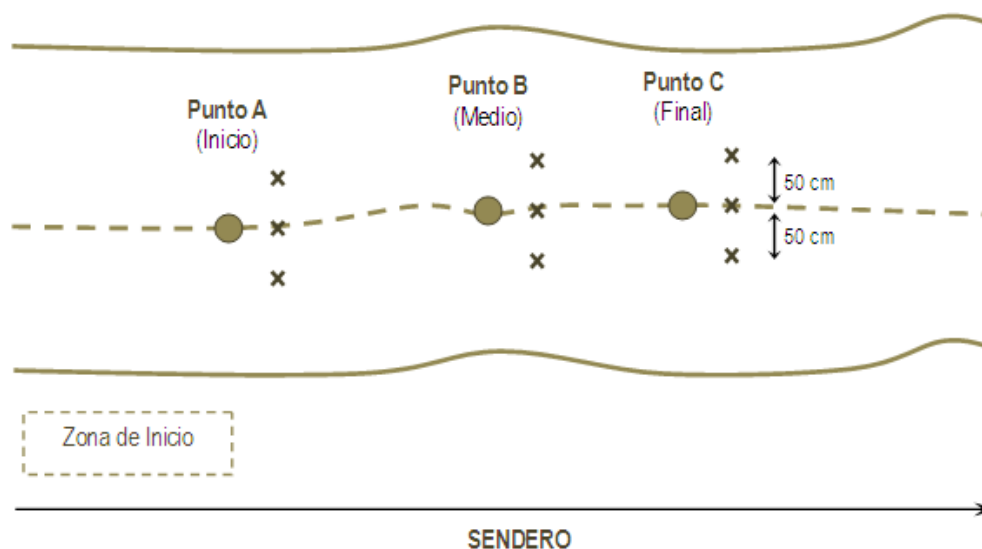


Figura 4.4. Esquema de los senderos de Isla Barrientos muestreados en 2012. Se observan las zonas muestreadas (puntos). Se indican las zonas donde se anotaron los datos de resistencia a la penetración (aspas). La línea discontinua indica el centro del sendero, y las líneas inmediatamente superior e inferior indican los límites del mismo.

El objetivo de este experimento es comparar diferentes parámetros físico-químicos y biológicos en ambos equipamientos para analizar su sensibilidad frente al uso al que están sometidos por parte de turistas e investigadores que trabajan en la isla.

Los resultados de esta visita amplían la lista de especies de Colémbolos conocida en la Isla Barrientos, estimulando el interés de llevar a cabo un estudio más ambicioso en la siguiente campaña antártica.

CAMPAÑA ANTÁRTICA 2013

En esta campaña antártica se efectuaron un censo de especies, que pretende conocer en la medida de lo posible la composición faunística de Colémbolos existente en la Isla Barrientos, y un experimento en senderos también en la Isla Barrientos (Tabla 1 del Anexo 1).

Con respecto al censo de especies, se tomaron 30 muestras en diferentes ambientes de la isla: alfombras con distintas comunidades de briófitos, suelos ornitogénicos con presencia de pingüinos o revolcaderos de elefantes marinos del sur. Además, se tomaron 30 muestras de suelo adicionales para su caracterización físico-química, bioquímica y microbiológica. En total, se muestrearon ocho tipos de ambientes, en un esfuerzo por reflejar la máxima diversidad de microhábitats en la isla. Se trató pues de un muestreo estratificado destinado a completar el listado de especies obtenido a través de los censos exploratorios realizados en 2011 y 2012 en esta localidad antártica.

Con respecto al muestreo en senderos, se tomaron 9 muestras de las cuales seis corresponden al sendero inferior que recorre la isla, y tres al sendero superior. Este muestreo es semejante al de la campaña anterior (2012), y tiene el objetivo de monitorear la zona para determinar el estado de los senderos a través de las comunidades de Colémbolos y constatar si en los senderos aparecían especies exóticas como sucedió en la campaña 2012.

CAMPAÑA ANTÁRTICA 2015

Durante esta campaña se llevaron a cabo un experimento en Punta Cierva, y un censo de especies en la Isla Decepción (Tabla 1 del Anexo 1).

En referencia al experimento en Punta Cierva, se pretende analizar cómo afecta el establecimiento de la planta invasora *P. pratensis* a la fauna de Colémbolos de la zona antes de proceder a erradicarla. Para ello se toman seis muestras. Las primeras tres muestras se tomaron en un área con la gramínea invasora *P. pratensis* (Figura 4.5). Las siguientes tres muestras se tomaron en una zona control alejada de aquella con presencia de la gramínea invasora, en concreto a 5 m, en una zona con vegetación nativa, *D. antarctica*, y comunidades de briófitos de *Polytrichastrum* sp. y *Sanionia* sp. En cada punto, se anotaron los datos de profundidad del suelo, longitud de la planta, humedad del suelo a 10 y 15 cm

de profundidad, y temperatura del suelo a 5 y 10 cm de profundidad, empleando una cuadrícula de 15x15 cm para obtener 15 réplicas, es decir, 45 puntos en total para el sitio de introducción original. Además, se tomaron muestras de suelo en las inmediaciones de las colonias de *P. pratensis* para su análisis físico-químico. Antes de la eliminación de *P. pratensis* y del suelo adyacente, se midió el área colonizada para permitir la comparación con datos previos.

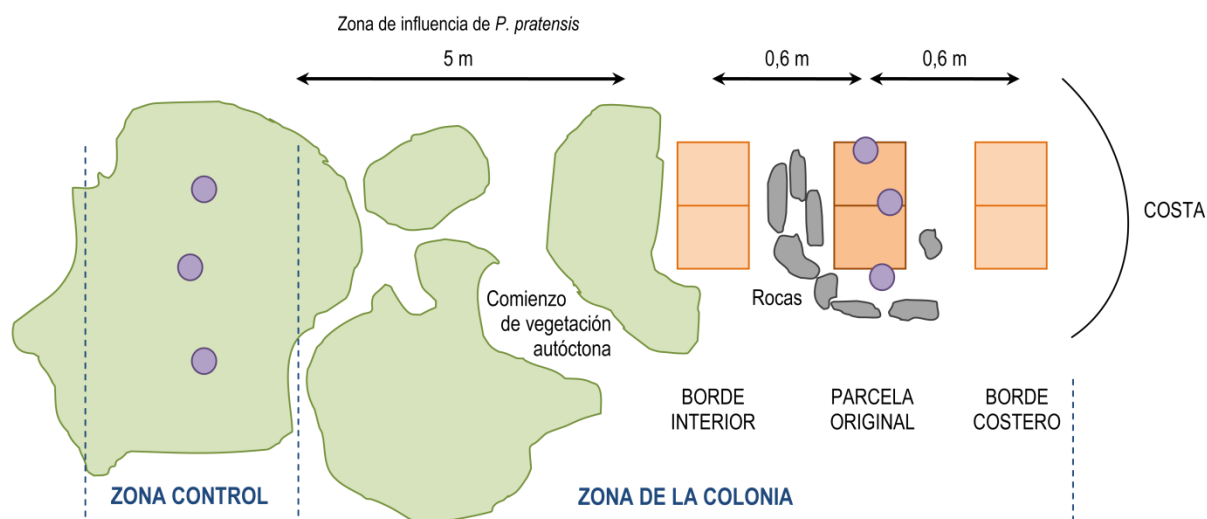


Figura 4.5. Esquema del diseño experimental en Punta Cierva en 2015. En el esquema figuran las parcelas con *P. pratensis* (cuadrados naranjas), las rocas que delimitan la parcela original y la vegetación autóctona en verde (*Deschampsia antarctica* y briófitos). Los puntos malvas indican las zonas donde se tomaron las muestras de Colémbolos. El perfil del suelo y los parámetros ambientales se tomaron en la parcela original.

Con respecto al censo de especies en Isla Decepción, se tomaron muestras en las siguientes localidades (Tabla 1 del Anexo 1):

- ✓ Cerro Caliente. Se tomaron 11 muestras en diferentes zonas de esta localización (laderas con y sin vegetación).
- ✓ Cresta Stonethrow. Esta localización es una de las zonas más antiguas de la isla, con comunidades de musgos bien desarrolladas. Es poco accesible, de ahí que no se haya muestreado previamente. Se han obtenido ocho muestras en zonas de ladera con suelo desnudo y con musgos.
- ✓ Bahía Fumarolas. Se tomaron nueve muestras en fisuras geotérmicas en playa y dos en playa sin anomalías geotermiales. Además, se tomaron tres muestras en una zona de ladera con musgos en superficie, fuera de la zona de influencia geotermal.
- ✓ Caleta Péndulo. Se tomaron siete muestras, de las cuales una corresponde a una ladera con musgos, dos a una zona de playa con anomalías geotermiales y cuatro a playa sin anomalías geotermiales. Además, se tomaron tres muestras en una zona de rocas antiguas, previas a la erupción, próximas a musgos rupícolas.

✓ Monte Pond. Esta zona no se ha muestreado previamente, ya que es un lugar de difícil acceso. Se tomaron 10 muestras en laderas de suelo desnudo y con vegetación.

✓ Perchuc Cone. Se tomaron 11 muestras en una zona de ladera con vegetación escasa e incipiente.

✓ Lago Kroner. Se tomaron dos muestras en zona de playa con influencia geotermal en el borde del lago, con presencia de algas marinas, y una muestra en una zona de ladera con musgos del entorno.

✓ Bahía Balleneros. Se tomaron cinco muestras en las proximidades de los tanques que están junto a la playa, donde suelen desembarcar los turistas. En la zona muestreada no hay presencia de materia orgánica. Además, se tomaron dos muestras en playas con restos de algas marinas, tres en una zona de ladera con musgos, y tres muestras en una zona con gran pendiente y presencia de *Colobanthus* sp. y *Deschampsia* sp.

✓ Punta Collins. Se tomaron ocho muestras en total. Dos muestras corresponden a una ladera con parches de briófitos en superficie, dos a un suelo ornitogénico, una con presencia del alga *P. crispa* y otra con restos de la actividad biológica de los pingüinos, una a playa con algas marinas, y tres a una ladera con parches extensos de musgos. Estas tres últimas muestras se han tomado a tres alturas diferentes, con respecto a la primera muestra tomada en la playa.

✓ Playa Colatinas. Se tomó una muestra en una playa con presencia de algas marinas. Además, se tomaron una muestra en una zona de playa y dos muestras en zonas de ladera sin vegetación.

✓ Lago Irizar. Se tomaron 10 muestras en zonas de ladera con musgos y sin vegetación. En uno de los puntos muestreados hay cristales y residuos del antiguo basurero próximo a la Base Decepción (Argentina).

✓ Collado Vapor. Se tomaron seis muestras, de las cuales cinco corresponden a suelo ornitogénico con presencia de pingüinos Barbijo, *P. crispa* y musgos, y la otra muestra corresponde a una ladera con musgos fuera de la zona de influencia de la pingüinera.

✓ Bahía Teléfono. Se tomaron tres muestras en zona de ladera con musgos, próxima a playa, y una muestra en playa con algas marinas, en el punto de desembarque para el cambio de batería de los sismólogos en Obsidiana.

✓ Punta Sudeste. Se tomaron 8 muestras en dos zonas claramente diferenciadas, una con presencia de musgos y otra con *Colobanthus* sp.

Se anotaron los datos de temperatura a 10 cm de profundidad en cada uno de los puntos muestreados.

El conjunto de muestras tomadas en la Isla Decepción durante cuatro campañas de campo (2009, 2011, 2012 y 2015), con su temperatura del suelo asociada, forman parte del muestreo experimental que pretende determinar la distribución de los Colémbolos en relación a la temperatura.

En prácticamente la totalidad de los puntos comentados se extrajo una muestra de suelo con un cilindro de PVC de 500 cm³, excepto en las primeras campañas en las que se empleó la recolección manual para extraer la fauna edáfica (Tabla 1 del Anexo 1). La extracción del suelo nos permite analizar los primeros 8 cm de suelo en los que se concentran gran cantidad de artrópodos, debido a su dependencia del agua (TILBROOK, 1967b). En la muestra se incluyó la vegetación en superficie en caso de existir. El material extraído se repuso con suelo y pequeñas piedras procedentes de las inmediaciones para evitar generar una alteración visual permanente de la superficie del sustrato.

En el caso de los experimentos en senderos, la toma de muestras se realiza siguiendo un diseño de trabajo que evite pisotear la zona de trabajo y alterar de esta forma el dato de resistencia a la penetración.

Las muestras de suelo obtenidas se guardaron en bolsas de plástico zip de 1 L, doblemente etiquetadas y herméticamente cerradas, y se almacenaron a 4° C, lo que permite que la fauna sobreviva hasta su extracción, antes de 48 horas tras la recolección, conservando cada muestra toda su humedad.

Para cada muestra se anotaron las coordenadas geográficas y una breve descripción del ambiente.

4.2. MEDIDAS DE PARÁMETROS EDÁFICOS

La determinación de la temperatura, resistencia a la penetración y cobertura vegetal se realizó en el campo. La determinación del resto de propiedades físico-químicas, bioquímicas y microbiológicas del suelo se llevaron a cabo en varios laboratorios: Universitat de València, Universidad de Castilla La Mancha y Agroalimentario de Granada.

Los análisis del suelo que se realizaron fueron la determinación de: carbono orgánico total, materia orgánica, pH, conductividad eléctrica, fósforo total, nitrógeno total, carbonatos totales, humedad del suelo, carbono de la biomasa microbiana, actividad de la enzima ureasa, actividades de la fosfatasa alcalina y la β -glucosidasa, actividad deshidrogenasa del suelo y respiración basal del suelo. Para cada variable se tomaron dos réplicas, por cada sitio muestreado. En los análisis estadísticos se utiliza la media de los valores de las réplicas.

Las muestras de suelo utilizadas para estos análisis contenían 1 kg de material. Estaban formadas por una mezcla de pequeñas muestras de suelo tomadas en torno a la muestra extraída para el estudio

de la fauna edáfica, lo que se denomina formalmente una muestra compuesta. Esto permite reducir la habitual variabilidad ambiental a la que están sujetas ciertas propiedades de los suelos, las cuales pueden variar de una forma significativa en puntos alejados entre sí apenas unos centímetros.

Para los análisis del suelo, se colocó la muestra sobre papel secante, se disgregaron a mano los agregados existentes, manteniéndose al aire hasta que se equilibra su humedad con la del laboratorio. A continuación, se tamizó la muestra con un tamiz (luz de malla de 2 mm). Los posibles restos y vegetación se eliminaron de la muestra antes de hacer el análisis. La fracción resultante, denominada tierra fina seca al aire (TFSA), se conservó a temperatura ambiente.

4.2.1. MATERIA ORGÁNICA Y CARBONO ORGÁNICO

Para determinar la materia orgánica del suelo se emplearon métodos basados en la oxidación del carbono orgánico, mediante el empleo de agentes oxidantes fuertes (K_2CrO_7) en un medio ácido. El carbono orgánico total se determinó por el método de WALKLEY & BLACK (1934), basado en la oxidación con K_2CrO_7 , y se expresa en tanto por ciento de carbono. La materia orgánica se determinó multiplicando el contenido en carbono orgánico total por 1,728.

4.2.2. CONDUCTIVIDAD ELÉCTRICA Y PH

La conductividad eléctrica indica la concentración total de componentes ionizados en las soluciones. El valor de la conductividad está relacionado con la suma de los cationes (calcio, sodio, magnesio, potasio) o de los aniones (bicarbonatos, carbonatos o cloruros) y en general tiene correlación con los sólidos totales disueltos. El origen de estas sales solubles es la meteorización de los minerales primarios, pero la presencia de sales en grandes cantidades se debe a procesos concretos como: escorrentía, intrusión salina, condiciones topográficas, etc. El agua, aunque contiene sales disueltas del tipo que normalmente se encuentran en el suelo, conduce la corriente eléctrica aproximadamente en proporción a la cantidad de sal disuelta. La determinación de la conductividad eléctrica de una solución, se realizó midiendo la resistencia eléctrica entre dos electrodos paralelos sumergidos en la disolución, mediante el conductímetro. La resistencia eléctrica se determinó en el extracto de la solución suelo:agua en proporciones 1:5 utilizando una célula conductimétrica y un puente de medidas de conductividades eléctricas. Se expresa en dS/m a 25° C.

El pH está ligado a la cantidad de cationes ácidos o básicos en el complejo de cambio constituido por la agregación de las partículas coloidales. El pH se midió en una solución acuosa en proporciones 1:5 con diferentes modelos de pH-metro, en función del laboratorio que procesó las muestras. Así, se tomó una cantidad de muestra de 5 mL, añadiéndose la cantidad de agua necesaria para que se

cumpla la proporción 1:5. La dilución se agitó en un agitador mecánico durante 5 minutos y se dejó reposar durante 2 horas. A continuación, se midió el pH introduciendo el electrodo en la muestra.

4.2.3. CONTENIDO TOTAL EN FÓSFORO, NITRÓGENO Y CARBONATOS

El contenido total en fósforo se determinó por el método de OLSEN *et al.* (1954). El contenido en nitrógeno total se determinó por el método de Kjeldhal, modificado por BREMNER (1965), y los carbonatos totales se midieron por evaluación del exceso de HCl con NaOH.

4.2.4. HUMEDAD DEL SUELO

Cuando la humedad del suelo se mide en el campo se emplea un higrómetro, sencillamente clavando el mismo en el suelo hasta que se obtiene un valor.

En el laboratorio la humedad del suelo se determinó utilizando el método gravimétrico, es decir, secando la muestra a aproximadamente 115° C y midiendo la diferencia de masa antes y después del secado.

4.2.5. CARBONO DE LA BIOMASA MICROBIANA

El carbono de la biomasa microbiana se determinó por el método de GARCÍA *et al.* (2003).

4.2.6. ACTIVIDAD DE LAS ENZIMAS UREASA, FOSFATASA ALCALINA, β -GLUCOSIDASA Y DESHIDROGENASA

La actividad de la enzima ureasa se determinó por cambio de coloración en el amonio liberado durante la incubación de la solución la cual se mantuvo a 37° C durante dos horas.

Las actividades de la fosfatasa alcalina y la β -glucosidasa se determinaron siguiendo los métodos de TABATABAI (1982). La actividad deshidrogenasa del suelo se determinó mediante VON MERSI & SCHINNER (1991).

4.2.7. RESPIRACIÓN BASAL DEL SUELO

La respiración basal del suelo se analizó humedeciendo 15 g de suelo al 50-60% de su capacidad de retención de agua (potencial hídrico: 0,055 Mpa). A continuación, se incubó en matraces herméticamente sellados durante 20 días a 28° C. El CO₂ liberado se midió periódicamente (cada día durante los primeros cuatro días, y después semanalmente) utilizando un analizador de gas infrarrojo (Toray PG-100, Toray Engineering Co. Ltd., Japón). Los datos resultantes fueron la suma de la cantidad de CO₂ liberada tras 20 días de incubación.

4.2.8. TEMPERATURA

Para medir la temperatura del suelo se utilizó un termómetro de suelo. La temperatura se tomó clavando el termómetro en el suelo hasta que ésta se estabilizó en un valor. En algún caso, se emplearon sensores térmicos del suelo (Thermochron IButton® DS1921G-F5, Maxim Integrated, San Jose, USA). Estos "data loggers" fueron enterrados en el suelo a 5 cm de profundidad, y se programaron para registrar la temperatura del suelo cada cuatro horas durante nueve días, que es el tiempo que estuvieron instalados.

4.2.9. RESISTENCIA A LA PENETRACIÓN

En algunos de los muestreos experimentales en senderos se tomaron datos de resistencia a la penetración, empleando un penetómetro manual modelo ST-308 (Eurosite, Ancona, Italy). El penetómetro es un instrumento que mide la fuerza necesaria para introducir un testigo en el suelo a una profundidad determinada, y por lo tanto nos permite analizar la compactación del suelo, de manera que un incremento en la compactación del suelo se asocia con un aumento en la resistencia a la penetración. La resistencia a la penetración se mide en kg/cm^2 .

4.2.10. COBERTURA VEGETAL

La cobertura vegetal es una medida subjetiva que depende del observador. Se determinó estableciendo de visu qué zonas tenían una cobertura máxima (100%), aquellas totalmente cubiertas por vegetación, y una cobertura nula (0%), zonas con suelo sin vegetación. En los estadios intermedios se encuentran distintos grados de cobertura vegetal (porcentaje), que dependerán del criterio marcado por el investigador.

4.2.11. PROFUNDIDAD DEL SUELO

La profundidad del suelo se midió introduciendo un testigo metálico en el suelo tratando de llegar hasta la roca madre. Posteriormente, se midió con una cinta métrica la longitud del testigo.

4.3. MEDIDAS DE PARÁMETROS AMBIENTALES

4.3.1. ALTURA DE LA PLANTA

La longitud de la gramínea *P. pratensis* se midió con ayuda de la cinta métrica desde la base de la misma hasta el ápice.

4.3.2. PENDIENTE

La pendiente se midió empleando un clinómetro modelo Suunto PM-5/360. Para ello, se apoya el clinómetro sobre el terreno y se mide su inclinación mediante la escala en grados que incorpora.

4.3.3. ALTITUD, ORIENTACIÓN Y HUELLA HUMANA

La altitud se midió con un sistema GPS, o bien se obtiene en algunas localizaciones a partir del modelo digital del terreno generado en base a las curvas de nivel, de forma semejante a la orientación. Para esta tarea se usó el paquete de software ArcGIS 10.1 (licenciado en la Universidad Autónoma de Madrid).

La huella humana se ha obtenido de PERTIERRA *et al.* (2017b). Para el cálculo de esta variable se generó una malla formada por cuadrados (píxeles) de 1 Km de ancho.

4.4. EXTRACCIÓN, PREPARACIÓN E IDENTIFICACIÓN DE COLÉMBOLOS

La edafofauna de cada muestra de suelo se extrajo a los 2 a 3 días tras la recolección mediante la técnica del embudo de Berlese-Tullgren (MARCOS, 2004). Esta técnica actúa haciendo huir a los organismos vivos de la luz y del calor. Cada muestra se depositó en un tamiz con una luz de malla de 2 mm durante 2-3 días tras su fragmentación manual. En este caso concreto, los embudos disponen de una bombilla incandescente de 40 w situada a unos 20 cm de la parte superior de la muestra. Los artrópodos que van cayendo por la malla son recogidos, mediante un embudo, en un bote de polietileno con un líquido conservante (etanol al 99%). Las muestras se conservan a 4° C hasta su posterior procesado en el laboratorio de Entomología de la Universidad Autónoma de Madrid.

Se diseñaron embudos portátiles para su traslado autónomo, de manera que durante las campañas de campo se instalaron en diferentes localizaciones, tales como la base científica Gabriel de Castilla (Isla Decepción), el campamento Byers (Isla Livingston), el Buque de Investigación Oceanográfica (BIO) Las Palmas y el BIO Hespérides.

Una vez en el laboratorio, se realiza la separación de Colémbolos, realizando un recuento de los mismos. Para ello se vierte el contenido del bote de polietileno en una placa Petri. Se deposita ésta bajo la lupa binocular con un aumento de 150X, y con ayuda de un pincel se cogen e introducen los Colémbolos en tubos pequeños de vidrio con alcohol 70°, se tapan y etiquetan hasta su posterior montaje para microscopía óptica.

A continuación, se preparan las muestras para su montaje y posterior identificación al microscopio óptico a nivel de especie. Para ello se vierte el contenido del tubo de vidrio sobre una placa Petri. Bajo

la lupa binocular se cogen los Colémbolos con un pincel y se introducen en un vidrio de reloj con ácido láctico. El ácido láctico tiene la capacidad de rebajar el grado de esclerotización del animal, de calentar la cutícula, de forma que permite observar sus estructuras internas. Se dejan los ejemplares en ácido láctico durante siete días, aunque este tiempo se puede prolongar en ejemplares con mayor pigmentación y cutícula más esclerotizada. En estos casos, las muestras se calientan para acelerar el proceso, para ello se depositan bajo un flexo con una bombilla incandescente de 40 w. La experiencia ha demostrado que en algunas especies de la Antártida el grado de pigmentación es tan elevado que incluso con este procedimiento no se decoloran, dificultando su identificación.

Una vez transcurrido el proceso de aclaramiento con ácido láctico, se realizan las preparaciones microscópicas de todos los ejemplares para su estudio al microscopio óptico. El medio de montaje es el líquido de Höyer que contiene para 500 mL, 125 mL de agua destilada, 75 g de goma arábica, 500 g de hidrato de cloral y 50 mL de glicerina (JORDANA *et al.*, 1997). Sobre un portaobjetos se deposita una gota de medio de montaje. Con ayuda de dos alfileres entomológicos (número 3) se coge un individuo del ácido láctico, presente en el vidrio de reloj, y se deposita encima del medio de montaje presente en el portaobjetos. En este caso, se emplean alfileres entomológicos, en vez de convencionales, debido a que son de acero y se evita la corrosión del material al contacto con el ácido láctico. Finalmente, se coloca un cubreobjetos encima del portaobjetos, con el medio de montaje y el individuo, evitando que se formen burbujas de aire.

En la identificación de Colémbolos se han empleado varias claves de identificación, descripciones originales, notas y aclaraciones para aquellas especies cosmopolitas (LUCIÁÑEZ & SIMÓN, 1988; JORDANA & ARBEA, 1989; GREENSLADE, 1992; JORDANA *et al.*, 1997; HECKMAN, 2001; POTAPOV, 2001; GREENSLADE *et al.*, 2014). Además, se han empleado claves de identificación específicas para Colémbolos de la Antártida (SALMON, 1949a; WISE, 1967, 1970a, 1970b; DEHARVENG, 1981; GREENSLADE & DEHARVENG, 1997; CONVEY *et al.*, 1999; GREENSLADE, 2006), las descripciones originales de algunos taxones (LUBBOCK, 1876; CARPENTER, 1907; GISIN, 1956; SALMON, 1962b; WEINER, 1980; GREENSLADE, 1995) y notas y aclaraciones (POINSOT, 1965; WISE, 1971; SALMON, 1974a, 1974b; THIBAUD & PALACIOS-VARGAS, 2001; GREENSLADE, 2010) para verificar o completar información. Para la identificación se utiliza un microscopio óptico Nikon Optiphot en contraste de fases con un aumento máximo de 1000, ya que hay determinados caracteres taxonómicos importantes para la identificación que sólo se pueden observar con el objetivo de 100X. También se ha usado, especialmente para realizar dibujos de alguna especie, un sistema de contraste interdifereencial (Nomarski) en la Universidad Autónoma de Madrid. Las ilustraciones se han realizado en tinta china con una cámara clara.

Tanto la microscopía en contraste de fases como el contraste de fases interferencial permiten observar relieves de la superficie y estructuras internas en muestras sin necesidad de teñirlas.

Las fotografías de las especies que aparecen en el texto se han tomado con una cámara Fujifilm FinePix S5600, y la escala se ha obtenido utilizando un ocular con calibre.

4.5. MAPAS

Los mapas de las localidades de estudio se han modificado a partir de los mapas obtenidos de la fuente OpenStreetMap (www.openstreetmap.org), que es un servicio de datos de acceso libre. Para generar los mapas de especies de la Antártida se ha empleado el programa QGIS versión 2.18.3, un Sistema de Información Geográfica libre y de código abierto. Se ha utilizado el paquete de datos geográficos de libre acceso Quantarctica, desarrollado por el Instituto Polar Noruego. Las capas de datos empleadas corresponden a HARAN *et al.* (2005), SCAMBOS *et al.* (2007) y "Antarctic Digital Database" (<http://add.scar.org>).

4.6. BASE DE DATOS

Para la elaboración de la base de datos empleada en el Capítulo 5, se han consultado 181 referencias bibliográficas (Anexo 2). De estas referencias, el 96% corresponde a artículos de revistas y el 4% a otro tipo (libros y documentos de la Reunión Consultativa del Tratado Antártico).

Con respecto a la elaboración de la base de datos, la información se ha obtenido buscando en la "Web of Science" las palabras clave: "Collembola Antarctica", "Collembolan Antarctica", "Springtail Antarctica", "Collembola Sub-antarctic", "Collembolan Sub-antarctic", "Springtail Sub-antarctic", "Collembola Subantarctic", "Collembolan Subantarctic" y "Springtail Subantarctic". Además, se han realizado búsquedas adicionales en "Google Scholar" en otros idiomas diferentes del inglés (español, francés y alemán), ya que recientes estudios han evidenciado que utilizar únicamente el inglés a la hora de realizar búsquedas bibliográficas puede introducir un sesgo importante en los resultados obtenidos, puesto que el idioma supone una barrera para la transferencia del conocimiento científico (AMANO *et al.*, 2016). Las búsquedas se realizaron pues tanto en inglés como en francés, alemán y español. Las 181 referencias obtenidas se distribuyeron entre estos cuatro idiomas, correspondiendo el 96% al inglés (175 obras) y el 4% restante a otros idiomas (3 referencias estaban en francés, 2 en alemán y 1 en español).

Con respecto al procesamiento de la base de datos, hay varios aspectos a tener en cuenta. En total se han obtenido 2678 registros, de los cuales se han eliminado 285 registros debido a que la localidad se desconoce, o es muy general, por ejemplo "Antártida" o "Islas Shetland del Sur", o bien porque

figura únicamente el género en lugar de la especie. Únicamente se ha empleado la información donde figura el nombre completo de la especie. Además, para la elaboración de esta base de datos se han tenido en cuenta las numerosas sinonimias propuestas para las diferentes especies de Colémbolos antárticos, las cuales se detallan a lo largo del texto y en el Anexo 3. Esta ardua tarea ha permitido reducir el listado de especies de forma que únicamente aparecen las que hoy en día son aceptadas por el grueso de taxónomos antárticos expertos en este grupo.

Con respecto a los 2393 registros finalmente incluidos en la base de datos, el 81% corresponde a datos obtenidos de la bibliografía y el 19% a datos propios resultado del muestreo en el campo. Cuando no figura la fecha de muestreo en una determinada referencia bibliográfica se pone el año de la publicación del artículo, y en caso de tener más de una fecha de muestreo, prevalece la última (más moderna) ya que se considera que incluye todas las especies presentes en los años de muestreo anteriores. Finalmente, las coordenadas geográficas se han extraído de datos propios, obtenidos en el campo con un sistema GPS, o de la bibliografía consultada. En aquellos registros en los que las coordenadas están ausentes, como consecuencia de falta de información en la bibliografía consultada para este campo, se dan unas coordenadas genéricas obtenidas en el buscador de localidades "SCAR Composite Gazetteer of Antarctica" (AUSTRALIAN ANTARCTIC DATA CENTRE, 2017). En los casos donde dicho buscador no encuentra las coordenadas geográficas (islas subantárticas), o éstas indican un punto en el mar, se aportan coordenadas genéricas obtenidas con QGIS, a partir de las descripciones dadas en la bibliografía. El 40% de las coordenadas geográficas obtenidas son propias y derivadas de las referencias bibliográficas consultadas (948 registros), mientras que el 60% corresponde a coordenadas geográficas genéricas resultado de la búsqueda en QGIS (826 registros) y "SCAR Composite Gazetteer of Antarctica" (619 registros).

4.7. ANÁLISIS DE DATOS

Se han aplicado diferentes pruebas estadísticas para explicar los patrones de riqueza, abundancia y distribución espacial de las especies de Colémbolos registradas en los muestreos y experimentos desarrollados en la presente tesis doctoral.

Hay que tener en cuenta que a lo largo de este estudio se emplean los términos riqueza de especies y densidad de individuos. La riqueza de especies corresponde al número de especies distintas presentes en una muestra determinada. La densidad de individuos es una medida de la abundancia de especímenes en función del tamaño de la unidad de muestreo (cilindro de PVC), que es el mismo para todos los hábitats muestreados, lo que permite establecer comparaciones (GASTON *et al.*, 1999). Siguiendo a otros autores antárticos (CONVEY & QUINTANA, 1997; CARUSO *et al.*, 2013), la densidad de individuos se muestra como el número de individuos por metro cuadrado. Para su cálculo

se tuvo en cuenta el número de Colémbolos presentes en cada muestra obtenida mediante los citados cilindros de PVC, cuyo diámetro es de 10,8 cm, por lo que corresponden a una superficie de 91,61 cm². El dato relativo a la abundancia de Colémbolos por metro cuadrado se obtuvo aplicando la correspondiente regla de tres.

Además, a lo largo de todos los estudios que figuran en la presente investigación la mayor parte de las variables se han transformado logarítmicamente para tratar de normalizarlas antes de aplicar otros test estadísticos.

4.7.1. ÍNDICES DE DIVERSIDAD

Con el fin de comparar la composición de Colémbolos en las distintas áreas de muestreo, se han utilizado varios índices de diversidad. En concreto, se han aplicado el índice de Shannon-Wiener, la equidad de Pielou y el coeficiente de similitud de Jaccard.

ÍNDICE DE SHANNON-WIENER

Desde un contexto ecológico, esta medida nos permite calcular la diversidad teniendo en cuenta la uniformidad de la distribución del número de individuos de cada especie. El índice de Shannon-Wiener (diversidad) mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección. Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Se calcula como $H' = - \sum (p_i) \cdot (\log_2 p_i)$. El valor p_i es la abundancia relativa de la especie i , es decir, el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie en la muestra, y el logaritmo del número total de especies, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (MORENO, 2000). Este índice utiliza como unidad de medida bits de diversidad en esta tesis, al haber sido calculado utilizando el logaritmo en base 2 en la fórmula correspondiente.

EQUIDAD DE PIELOU

La equidad de Pielou (uniformidad) mide la proporción de la diversidad observada respecto a la máxima diversidad esperada. Se calcula como $J = H'/H_{max}$. El valor H_{max} corresponde al logaritmo en base 2 de la riqueza específica. Adquiere valores de cero a uno, de forma que uno corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes.

COEFICIENTE DE SIMILITUD DE JACCARD

Esta medida indica el grado de similitud en la composición de especies entre pares de biotas. Se calcula como $I_J = c/a+b-c$. El valor a corresponde al número de especies presentes en el punto A, b es

el número de especies presentes en el punto B, y c es el número de especies presentes en ambos puntos, A y B. El intervalo de valores para este índice va desde cero cuando no hay especies compartidas entre ambos puntos, hasta uno cuando los dos puntos tienen la misma composición de especies, es decir, cuando el grado de similitud es completo.

4.7.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los datos obtenidos fueron sometidos primeramente a un estudio exploratorio para identificar la existencia de datos atípicos (también conocidos como outliers), la forma de su distribución, la existencia de discontinuidades en la información y el ajuste de los mismos a una distribución normal. Para esta última tarea, se utilizaron los contrastes de Kolmogorov-Smirnov, si el número de datos superaba los 50, y de Shapiro-Wilk, en caso contrario (GUISANDE *et al.*, 2011). Estas pruebas se emplean para determinar la máxima diferencia entre las frecuencias acumuladas observadas y las frecuencias acumuladas esperadas, partiendo de la hipótesis nula de que los datos se ajustan a una distribución determinada, en este caso normal. Ante la falta de normalidad de la mayoría de los datos, se decidió su transformación utilizando logaritmos en base 10, lo cual sirve para reducir las diferencias en conjuntos de datos que presentan una gran varianza con diferentes órdenes de magnitud. Dicha transformación se aplicó a las abundancias de todas las especies y a la mayoría de las variables ambientales. Aún así, la ausencia de normalidad en la mayor parte de los casos hizo necesaria la aplicación de pruebas no paramétricas, las cuales no incluyen la normalidad entre los criterios de partida a cumplir por los datos. En este sentido, se aplicaron una serie de técnicas destinadas a analizar la asociación e independencia entre variables que se detallan más adelante. Igualmente, se han utilizado diferentes test estadísticos de análisis multivariante para reducir la dimensionalidad de los conjuntos de datos y estudiar cómo se agruparían diferentes variables en función de su similitud. En todas las pruebas realizadas, el nivel de significación para rechazar la hipótesis nula se ha establecido en 0,05.

4.7.2.1. Análisis de la asociación e independencia entre variables

Para determinar si existe relación entre variables, ya sean cuantitativas o cualitativas, se han aplicado diferentes pruebas estadísticas.

Con respecto a las variables cuantitativas, se emplea la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney para comprobar si dos muestras independientes proceden de la misma población y por lo tanto poseen sumas de rangos y/o distribuciones similares. En el caso de tener tres o más muestras independientes, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis con estos mismos objetivos. Para la identificación de diferencias significativas entre variables cuantitativas se utilizó la prueba de la mediana, la cual parte de la hipótesis nula de que las muestras proceden de la misma población (GUISANDE *et al.*, 2011).

Finalmente, para comparar variables cuantitativas cuando los datos se tomaron por pares ordenados (muestras dependientes) se utilizó el test de Wilcoxon. Esta prueba emplea las diferencias entre los valores de cada par, ordenando el valor de las diferencias en rangos. Si las muestras son homogéneas (hipótesis nula), la suma de rangos de las diferencias positivas tiende a ser similar a la suma de los rangos con valor negativo. En caso contrario, una de las muestras presentará valores significativamente mayores que la otra al nivel de significación elegido.

Con respecto a las variables cualitativas, se aplica la prueba de la Chi-cuadrado (χ^2) para contrastar si dos variables son independientes. Es una prueba de hipótesis que compara la distribución observada de los datos frente a la distribución esperada (a nivel teórico) para esos datos. Además, se emplea como prueba de asociación para determinar si dos variables están asociadas entre sí.

Además de analizar la posible existencia de una relación entre variables mediante la prueba de la Chi-cuadrado, se trató de estimar la fuerza y el sentido de dicha asociación mediante diferentes coeficientes de correlación en función de la naturaleza de las variables estudiadas. En el caso de las variables cuantitativas se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman (ρ), el cual pertenece a la estadística no paramétrica. El rango de valores que toma este coeficiente está comprendido entre -1 y 1, siendo los valores próximos a 1 aquellos que presentan una correlación fuerte y directa. Para variables cualitativas ordinales o de rangos, se aplicó el coeficiente de Kendall (τ), concretamente el estadístico Tau-b, ya que en este caso se tienen en cuenta los "empates" entre rangos de datos, obteniéndose valores normalizados entre -1 y 1 que permiten analizar la fuerza y el sentido de la asociación. Para variables nominales se aplicó el coeficiente V de Cramer, el cual está basado a su vez en el coeficiente Phi, el cual se calcula como la raíz cuadrada de chi-cuadrado entre el número de casos. Dicho coeficiente se encuentra igualmente normalizado entre 0 y 1, correspondiendo un valor de cero a la independencia total entre las dos variables, mientras que un valor de uno indica una asociación perfecta.

4.7.2.2. Análisis multivariantes

Por otro lado, se llevan a cabo análisis multivariantes que consisten en el conjunto de técnicas estadísticas cuya finalidad es el análisis de datos en los que se cuenta con más de dos variables medidas para cada caso de estudio. En concreto, se aplican métodos factoriales y métodos de clasificación (PÉREZ, 2009).

Entre los primeros, se aplicó el Análisis de Componentes Principales, el cual está basado en distancias euclídeas y relaciones lineales, siendo adecuado si existe una elevada correlación entre las

variables consideradas, de manera que la información redundante se podría resumir en unos pocos factores (los componentes principales) que explicarían gran parte de la variabilidad total.

El Análisis de Conglomerados fue la técnica estadística multivariante de clasificación seleccionada para agrupar casos o variables, tratando de lograr la máxima homogeneidad interna dentro de cada grupo y la mayor diferencia entre los distintos grupos. En concreto, se emplea la clasificación jerárquica que consiste en una secuencia de particiones (clasificaciones) organizadas jerárquicamente, desde una única clase que contiene a todos los elementos, hasta n clases, cada una de ellas con un solo elemento. El criterio de aglomeración empleado es la vinculación inter-grupos, es decir, la distancia media entre todos los pares de objetos de los dos grupos. El criterio de distancia empleado es la distancia de Jaccard comentada anteriormente.

En todos los análisis estadísticos comentados anteriormente se ha empleado el software SPSS© IBM© Statistics 21 (SPSS, Inc., licenciado en la Universidad Autónoma de Madrid).

CAPÍTULO 5

ANÁLISIS DE LA RIQUEZA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS COLÉMBOLOS EN LA ANTÁRTIDA



En este capítulo se analiza espacialmente la distribución de los Colémbolos en la Antártida. Se confronta la distribución de las especies nativas y exóticas. Se evalúa la biorregionalización de la Antártida en base a la composición colembológica. Por último, se establecen agrupamientos de especies en función de las localidades en las que se distribuyen preferentemente.



En este capítulo se describe la distribución espacial de los Colémbolos en la Antártida en base al conocimiento actual. Para ello se utilizan los registros incluidos en la base de datos elaborada a partir de las referencias bibliográficas para este grupo taxonómico a nivel de toda la Antártida (Anexo 2), a los que se suman los muestreos realizados para la presente tesis. Los detalles de su contenido y elaboración pueden consultarse en el Capítulo 4. Se analiza la distribución de especies nativas y exóticas en relación a su disposición espacial. Además, se establecen los "sets básicos de especies" para la Antártida, que comprenden aquellas especies que suelen aparecer juntas en una localización determinada. Para ello, se aplica un análisis de conglomerados jerárquico.

Para analizar la distribución de los Colémbolos, se ha establecido una división de la Antártida en 26 localidades diferentes, que corresponden a: Islas Orcadas del Sur, Islas Shetland del Sur, Península Antártica Noroeste, Península Antártica Noreste, Península Antártica Central, Península Antártica del Sur, Tierra de Ellsworth, Montañas de Ellsworth, Tierra de Marie Byrd, Tierra de Adelaida, Tierra de Victoria del Norte, Tierra de Victoria del Sur, Montañas Transantárticas, Antártida Este, Tierra de Enderby, Tierra de la Reina Maud, Islas de Georgia del Sur, Islas Sandwich del Sur, Isla Bouvet, Isla Príncipe Eduardo, Isla Marion, Islas Crozet, Isla Kerguelen, Isla Heard, Isla Macquarie e Islas Balleny. El criterio para dividir la Antártida en estas 26 localidades de estudio se basa parcialmente en las 15 regiones biogeográficas para la conservación de la Antártida establecidas por TERAUDS *et al.* (2012). Sin embargo, en esta tesis doctoral se opta por separar las Islas Shetland del Sur de la Península Antártica. Esta separación se realiza en función de los criterios utilizados para otra de las clasificaciones biogeográficas más aceptadas que se han propuesto para la Antártida, la de los dominios ambientales (MORGAN *et al.*, 2007). Estos dominios ambientales se sustentan en información de climatología, zonas libres de hielo y geología. De esta manera, se establece en esta tesis una separación adicional consistente en diferenciar la Península Antártica y las Islas Shetland del Sur en función de tres aspectos: las islas son más cálidas, presentan más áreas libres de hielo y tienen características geológicas propias, con una combinación de tres unidades geológicas (sedimentaria, intrusiva y volcánica). Igualmente, las Islas Balleny, que se sitúan en el entorno del mar de Ross, se han diferenciado en esta tesis de esta zona continental debido a la presencia de lavas alcalinas similares a las de otras islas oceánicas (JOHNSON *et al.*, 1982).

Por último, a las 17 regiones consideradas hasta el momento se sumaron otras nueve correspondientes a las islas Sandwich del Sur, Georgia del Sur, Bouvet, Príncipe Eduardo, Marion, Crozet, Kerguelen, Heard y Macquarie. Las clasificaciones de MORGAN *et al.* (2007) y TERAUDS *et al.* (2012) no tienen en cuenta la región subantártica, por lo tanto en este análisis cada isla representa una unidad de clasificación independiente con el objetivo de comprobar si se agrupan entre sí en base a la composición colembológica.

Las localidades de la Península Antártica del Sur, Tierra de Ellsworth, Montañas de Ellsworth, Tierra de Marie Byrd y Tierra de Adelaida carecen de Colémbolos, y por lo tanto no se tienen en cuenta en los análisis estadísticos posteriores.

5.1. PATRÓN ESPACIAL DE LA RIQUEZA DE LOS COLÉMBOLOS EN LA ANTÁRTIDA

En total se han registrado 88 especies de Colémbolos en toda la Antártida (continental, marítima y subantártica), de las cuales 60 especies son nativas y 28 especies son exóticas (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Especies de Colémbolos presentes en la Antártida (continental, marítima y subantártica). Resultados obtenidos de las referencias bibliográficas consultadas para la elaboración de la base de datos (Anexo 2) y de los ejemplares identificados en esta tesis doctoral.

FAMILIA	ESPECIE	PRIMER REGISTRO EN LA ANTÁRTIDA	ESTATUS
Hypogastruridae	<i>Biscoia sudpolaris</i> Salmon, 1962	Antártica (83° 55' S) en 1962	Nativa
	<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	Isla Macquarie en 1974	Exótica
	<i>Ceratophysella gibbosa</i> (Bagnall, 1940)	Islas Crozet	Exótica
	<i>Ceratophysella succinea</i> (Gisin, 1949)	Isla Decepción en 2015	Exótica
	<i>Hypogastrura manubrialis</i> (Tullberg, 1869)	Islas Crozet	Exótica
	<i>Hypogastrura purpureascens</i> (Lubbock, 1868)	Isla Macquarie en 1937	Exótica
	<i>Hypogastrura viatica</i> (Tullberg, 1872)	Isla Macquarie en 1901	Exótica
	<i>Gomphiocephalus hodgsoni</i> Carpenter, 1908	Granite Harbour en 1908	Nativa
Brachystomellidae	<i>Xenylla humicola</i> (Fabricius, 1780)	Georgia del Sur en 1902	Exótica
	<i>Brachystomella platensis</i> Najt & Massoud, 1974		Exótica
Neanuridae	<i>Setanodosa steineni</i> (Schäffer, 1891)	Georgia del Sur en 1883	Nativa
	<i>Friesea bispinosa</i> Deharveng, 1981	Isla Kerguelen en 1984	Nativa
	<i>Friesea grisea</i> (Schäffer, 1891)	Georgia del Sur	Nativa
	<i>Friesea jeanneli</i> Denis, 1947	Isla Kerguelen en 1939	Nativa
	<i>Friesea multispinosa</i> Denis, 1947	Isla Kerguelen en 1939	Nativa
	<i>Friesea nigroviolacea</i> Enderlein, 1909	Isla Kerguelen en 1903	Nativa
	<i>Friesea tilbrookii</i> Wise, 1970	Georgia del Sur en 1963	Nativa
	<i>Friesea topo</i> Greenslade, 1995	Isla Alexander en 1992	Nativa
	<i>Friesea travei</i> Deharveng, 1981	Islas Crozet en 1972	Nativa
	<i>Friesea voisini</i> Deharveng, 1981	Islas Crozet en 1966	Nativa
Odontellidae	<i>Friesea woyciechowskii</i> Weiner, 1980	Isla Rey Jorge en 1979	Nativa
	<i>Austrodonatella cassagnai</i> Deharveng, 1981	Islas Crozet en 1972	Nativa
Onychiuridae	<i>Odontella setosa</i> Deharveng, 1981	Islas Crozet en 1968	Nativa
	<i>Deuteraphorura cebennaria</i> (Gisin, 1956)	Isla Decepción en 2010	Exótica
	<i>Dinaphorura kerguelensis</i> Deharveng, 1981	Isla Kerguelen en 1973	Nativa
	<i>Dinaphorura spinosissima</i> (Wahlgren, 1906)		Nativa
	<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	Isla Macquarie en 2008	Exótica
	<i>Protaphorura fimata</i> (Gisin, 1952)	Isla Macquarie en 1920	Exótica
	<i>Tullbergia antarctica</i> Lubbock, 1876	Isla Kerguelen en 1902	Nativa
	<i>Tullbergia bisetosa</i> Börner, 1902	Isla Kerguelen	Nativa

Tabla 5.1. (Continúa).

Tabla 5.1. Especies de Colémbolos presentes en la Antártida (continental, marítima y subantártica).

FAMILIA	ESPECIE	PRIMER REGISTRO EN LA ANTÁRTIDA	ESTATUS
Onychiuridae	<i>Tullbergia crozetensis</i> Deharveng, 1981	Islas Crozet en 1966	Nativa
	<i>Tullbergia maxima</i> Deharveng, 1981	Islas Crozet en 1962	Nativa
	<i>Tullbergia mediantarctica</i> Wise, 1967	Glaciar Shackleton en 1964	Nativa
	<i>Tullbergia mixta</i> Wahlgren, 1906	Isla Nelson en 1903	Nativa
	<i>Tullbergia templei</i> Wise, 1967	Isla Heard	Nativa
Isotomidae	<i>Antarctcinella monoculata</i> Salmon, 1965	Glaciar Mackay en 1962	Nativa
	<i>Antarctophorus subpolaris</i> (Salmon, 1962)	Monte Harcourt	Nativa
	<i>Archisotoma brucei</i> (Carpenter, 1907)	Isla Laurie en 1904	Nativa
	<i>Azoritoma macquariensis</i> Greenslade & Potapov, 2008	Isla Macquarie en 1986	Nativa
	<i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i> Willem, 1902	Estrecho de Gerlache en 1901	Nativa
	<i>Cryptopygus antarcticus maximus</i> Deharveng, 1981	Isla Kerguelen en 1973	Nativa
	<i>Cryptopygus antarcticus reagens</i> Enderlein, 1909	Islas Crozet en 1902	Nativa
	<i>Cryptopygus antarcticus travei</i> Deharveng, 1981	Isla Marion en 1972	Nativa
	<i>Cryptopygus badasa</i> Greenslade, 1995	Isla Livingston en 1991	Nativa
	<i>Cryptopygus binoculatus</i> Deharveng, 1981	Islas Crozet en 1972	Nativa
	<i>Cryptopygus cisantarcticus</i> Wise, 1967	Isla Balleny en 1965	Nativa
	<i>Cryptopygus dubius</i> Deharveng, 1981	Isla Marion en 1972	Nativa
	<i>Cryptopygus lawrencei</i> Deharveng, 1981	Isla Kerguelen en 1973	Nativa
	<i>Cryptopygus nivicolus</i> (Salmon, 1965)	Glaciar Mackay en 1963	Nativa
	<i>Cryptopygus sverdrupi</i> Lawrence, 1978	Pico Tverrnipa en 1971	Nativa
	<i>Cryptopygus terranovus</i> (Wise, 1967)	Bahía Terra Nova en 1963	Nativa
	<i>Cryptopygus tricuspis</i> Enderlein, 1909	Isla Kerguelen en 1902	Nativa
	<i>Desoria tigrina</i> Nicolet, 1842	Isla Macquarie en 1967	Exótica
	<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902	Isla Decepción en 1965	Exótica
	<i>Folsomotoma kerguelensis</i> (Enderlein, 1903)	Isla Kerguelen en 1902	Nativa
	<i>Folsomotoma marionensis</i> (Deharveng, 1981)	Isla Marion en 1972	Nativa
	<i>Folsomotoma octooculata</i> (Willem, 1901)	Estrecho de Gerlache en 1901	Nativa
	<i>Folsomotoma punctata</i> (Wahlgren, 1906)	Tierra de Graham en 1902	Nativa
	<i>Isotoma turbotti</i> (Salmon, 1949)	Isla Macquarie	Nativa
	<i>Isotomurus maculatus</i> (Schaeffer, 1896)		Exótica
	<i>Kaylathalia klovstadi</i> (Carpenter, 1902)	Tierra de Geikie en 1899	Nativa
	<i>Mucrosomia caeca</i> (Wahlgren, 1906)	Georgia del Sur en 1903	Nativa
	<i>Parisotoma insularis</i> Deharveng, 1981	Islas Crozet en 1972	Nativa
	<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	Isla Marion	Exótica
	<i>Parisotoma travei</i> Deharveng, 1981	Isla Kerguelen en 1973	Nativa
	<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	Isla Macquarie en 2008	Exótica
	<i>Pseudosorensia atlantica</i> (Wise, 1970)	Georgia del Sur en 1963	Nativa
	<i>Setocerura georgiana</i> (Schäffer, 1891)	Georgia del Sur en 1970	Nativa
Entomobryidae	<i>Lepidobrya mawsoni</i> (Tillyard, 1920)	Isla Macquarie en 1912	Nativa
	<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	Isla Macquarie en 1961	Exótica
	<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1793)	Isla Macquarie en 1961	Exótica
	<i>Lepidocyrtus pallidus</i> Reuter, 1890	Isla Macquarie	Exótica
	<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	Isla Macquarie	Exótica
	<i>Seira domestica</i> (Nicolet, 1842)	Islas Crozet	Exótica
Tomoceridae	<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	Isla Marion en 1999	Exótica

Tabla 5.1. (Continúa).

Tabla 5.1. Especies de Colémbolos presentes en la Antártida (continental, marítima y subantártica).

FAMILIA	ESPECIE	PRIMER REGISTRO EN LA ANTÁRTIDA	ESTATUS
Neelidae	<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900		Nativa
Sminthuridae	<i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg, 1876)	Isla Kerguelen	Exótica
	<i>Stenacidia violacea</i> (Reuter, 1881)	Isla Macquarie	Exótica
Katiannidae	<i>Katianna banzareii</i> Salmon, 1964	Isla Macquarie en 1930	Nativa
	<i>Polykatianna davidi</i> (Tillyard, 1920)	Isla Macquarie en 1912	Nativa
	<i>Polykatianna gressitti</i> (Salmon, 1964)		Nativa
	<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1862)	Georgia del Sur en 2009	Exótica
	<i>Sminthurinus granulosus</i> Enderlein, 1909	Islas Crozet en 1903	Nativa
	<i>Sminthurinus jonesi</i> Wise, 1970	Georgia del Sur en 1961	Nativa
	<i>Sminthurinus mime</i> Börner, 1907	Isla Macquarie en 2006	Exótica
	<i>Sminthurinus quadrimaculatus</i> (Ryder, 1879)		Exótica
	<i>Sminthurinus tuberculatus</i> Delamare Deboutville & Massoud, 1963	Isla Macquarie en 1964	Nativa
Bourletiellidae	<i>Bourletiella hortensis</i> (Fitch, 1863)	Isla de Ross en 1967	Exótica

Algunas de las especies citadas en la Antártida (Tabla 5.1), se han sometido a diferentes planteamientos taxonómicos por parte de los expertos (GREENSLADE, 2010; STEVENS & D'HAESE, 2016). En este sentido, es importante tener en cuenta que desde la descripción de la primera especie en la Antártida hasta nuestros días, se han producido numerosos cambios en la nomenclatura de las especies. Una consulta pormenorizada de la bibliografía especializada, como la realizada para diferentes estudios de esta investigación, permite conocer los numerosos problemas taxonómicos que han surgido en torno a las especies de Colémbolos de la Antártida, y que todavía hoy son motivo de controversia entre los expertos. Con la finalidad de clarificar la visión taxonómica actual de las especies recogidas en la Tabla 5.1, se aportan algunos datos de interés para conocer la evolución taxonómica de las especies, en concreto las sinonimias.

En el año 1962, Salmon describió la especie *Anurophorus subpolaris* en la Antártida continental, de manera que se registraba por primera vez el género *Anurophorus* (región Holártica) en el Hemisferio Sur. POTAPOV (1991) sacó la especie descrita por Salmon del género *Anurophorus* y la redescubrió en el nuevo género *Antarctophorus*, en base a la presencia de cuatro sedas sublobulares, tegumento reticulado y la ausencia de vesícula apical retráctil, entre otros. Por lo tanto, se establece la sinonimia de *Anurophorus subpolaris* con *Antarctophorus subpolaris* (Salmon, 1962).

La especie *Cryptopygus quadrioculatus*, de Georgia del Sur, fue descrita por Wise en el año 1974. GREENSLADE (1986) estableció la sinonimia con *Cryptopygus tricuspis* Enderlein, 1909 en base al número de sedas del dens.

En el año 2001, YUE & TAMURA describieron la nueva especie *Cryptopygus nanjiensis* Yue & Tamura, 2001 en la Península de Fildes en la Isla Rey Jorge (Shetland del Sur) en base a la ausencia

de ocelos. GREENSLADE (2010) estableció la sinonimia de esta especie con *Cryptopygus antarcticus antarcticus*, ya que considera que es improbable que los individuos tan pigmentados carezcan de ocelos, y por lo tanto, es posible que los autores no los detectaran.

En el año 2004, Greenslade constató que las especies *Lepidocyrtus cyaneus cinereus* y *Lepidosira terraereginae* en realidad se trataban de la especie *Lepidocyrtus lignorum* (Fabricius, 1793) (AUSTRALIAN ANTARCTIC DATA CENTRE, 2004).

La especie *Cryptopygus caecus* Wahlgren, 1906 pasa a ser una sinonimia de la especie *Mucrosomia caeca* (Wahlgren, 1906) (JANION-SCHEEPERS *et al.*, 2015).

En el año 1937, Womersley registró por primera vez, de forma errónea, la especie *Tullbergia bisetosa* Börner, 1902 como *Tullbergia insularis* Wahlgren, 1906 en la Isla Macquarie (GREENSLADE & WISE, 1986).

GREENSLADE (2015) estableció la sinonimia de la especie endémica de la Antártida continental *Gressittacantha terranova* Wise, 1967 con *Cryptopygus terranovus* (Wise, 1967). Además, la especie *Neocryptopygus nivicolus* pasó a denominarse *Cryptopygus nivicolus* (Salmon, 1965).

Un caso que ha sufrido múltiples adaptaciones es el de la especie *Kaylathalia klovstadi* (Carpenter, 1902). La especie *Isotoma klovstadi* Carpenter, 1902 pasó a denominarse *Desoria klovstadi* (Carpenter, 1902) por STEVENS *et al.* en el año 2006. STEVENS *et al.* (2006) establecieron dicha sinonimia en base a datos morfológicos y moleculares. Más tarde, GREENSLADE & POTAPOV (2015) erigieron el nuevo género *Chionobora*, y asignaron la especie a este género en base a la cercanía de caracteres morfológicos con la especie *Chionobora amila* Greenslade & Potapov, 2015. Por lo tanto, la especie pasó a denominarse *Chionobora klovstadi* (Carpenter, 1902). Finalmente, STEVENS & D'HAESE (2016) se basaron en datos ecológicos, morfológicos y moleculares para erigir el nuevo género *Kaylathalia*, al que asignaron la especie *C. klovstadi*, de manera que pasó a denominarse *K. klovstadi*.

Al margen de estas cuestiones taxonómicas, lo que está claro al analizar la distribución espacial de las especies registradas en la Antártida es que las especies exóticas se distribuyen preferentemente en las islas subantárticas y en la Antártida marítima (Figura 5.1).

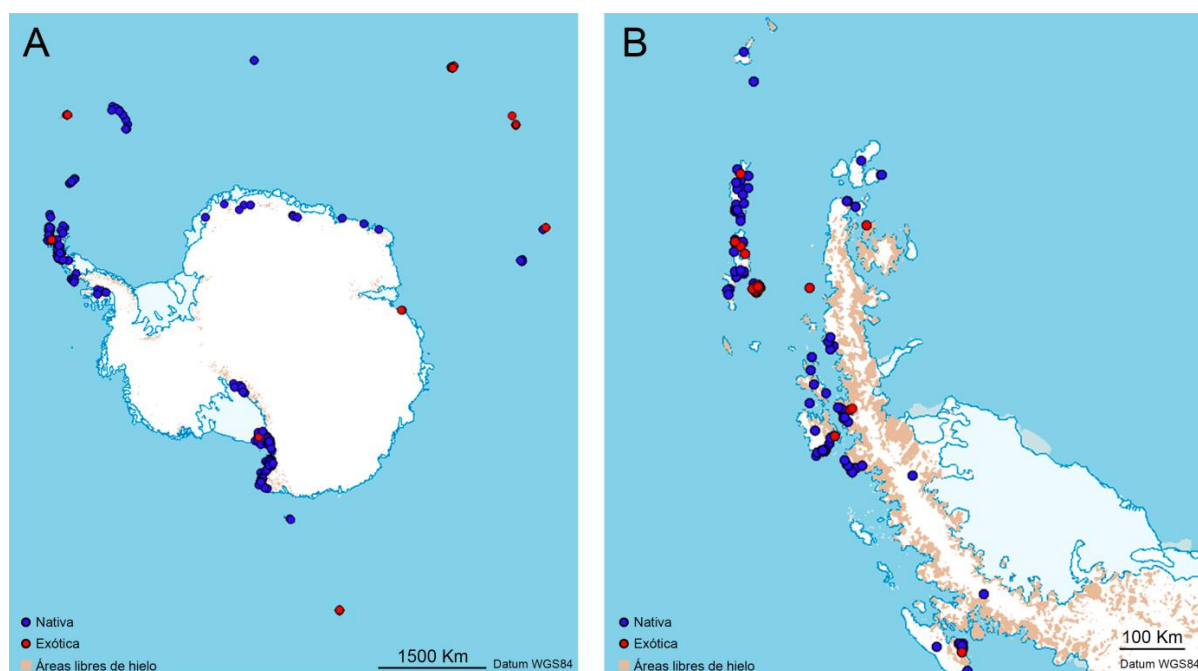


Figura 5.1. Distribución de las especies de Colémbolos presentes en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. En el mapa se prioriza como capa superior la que corresponde a las especies exóticas.

Las islas subantárticas con presencia de especies exóticas son las islas de Georgia del Sur, Príncipe Eduardo, Marion, Crozet, Kerguelen y Macquarie (Figura 5.1.A). En la Antártida marítima, se encuentran especies exóticas en las islas Shetland del Sur, y en la Península Antártica Noroeste y Noreste (Figura 5.1.B), siendo las Islas Shetland del Sur las que contienen la mayor riqueza de especies exóticas (Figura 5.2).

Con respecto a la Antártida continental, la presencia de especies exóticas se limita a dos registros en la Antártida Este y en la Tierra de Victoria del Sur (Figura 5.1.A y 5.2). Estos datos se deben interpretar con precaución, debido a que la especie exótica *Lepidocyrtus pallidus* Reuter, 1890 presente en la Antártida Este, constituye un registro encontrado en cultivos hidropónicos de la Base Davis (MATEOS & GREENSLADE, 2015). Por consiguiente, se incluye su presencia en esta tesis, ya que aunque no está ligada estrictamente a los ambientes naturales de la Antártida el riesgo de introducción a los mismos es muy elevado. El otro registro localizado en la Tierra de Victoria del Sur, corresponde a la especie *Bourletiella hortensis* (Fitch, 1863), en concreto, la especie se localiza en la Base McMurdo de la Isla de Ross (WISE, 1967). Esta especie se registró en suelo importado de Nueva Zelanda en la zona de la Base científica en el año 1964.

La especie nativa que se ubica en más regiones es *Cryptopygus antarcticus antarcticus* (14 localidades), seguida de las especies *Friesea grisea* y *Mucrosomia caeca*, presentes en nueve localidades cada una (Tabla 3 del Anexo 1). El resto de especies están presentes en ocho localidades (*Archisotoma brucei* (Carpenter, 1907) y *Folsomotoma octooculata*) o menos. La zona con mayor

riqueza de especies nativas es la Isla Macquarie (24), seguida de las islas Kerguelen (21), Crozet (16) y Georgia del Sur (13) (Figura 5.2). Por consiguiente, se observa una mayor riqueza de especies en las islas subantárticas (Tabla 3 del Anexo 1).

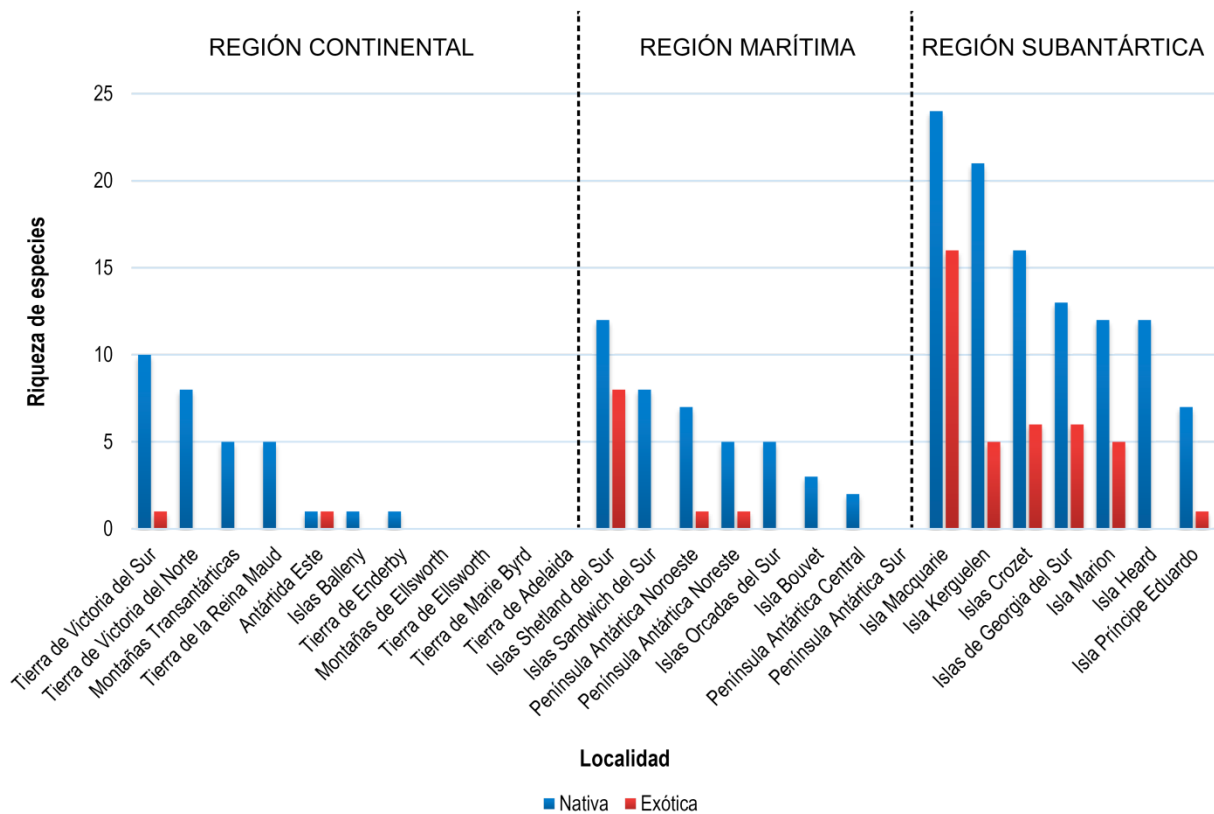


Figura 5.2. Riqueza de especies nativas y exóticas en las localidades analizadas en la Antártida continental, marítima y subantártica.

Se observa una notable ausencia de solapamiento de especies entre la Antártida subantártica-marítima y la Antártida continental. Únicamente hay dos especies cuya distribución comprende ambas regiones. La especie *C. a. antarcticus* presenta tres registros en la Antártida continental (se puede consultar su distribución en la Figura 6.31), dos en la Tierra de la Reina Maud (SØMME, 1980; OHYAMA & HIRUTA, 1995) y uno en una colonia de págalos en la Tierra de Victoria (GRESSITT *et al.*, 1963). *F. grisea* constituye la otra especie cuya distribución comprende ambas regiones (se puede consultar su distribución en la Figura 6.13). Esta especie se localiza en la Antártida marítima (Islas Orcadas del Sur y Shetland del Sur, Península Antártica Noroeste), subantártica (Islas de Georgia del Sur) y en la Antártida continental (Península Antártica Noreste, Tierra de Victoria del Sur y del Norte, Antártida Este y Tierra de Enderby) (Tabla 3 del Anexo 1). Los análisis del genoma mitocondrial de *F. grisea* en diferentes zonas de la Antártida (Islas Shetland del Sur, Península Antártica y Tierra de Victoria) muestran una divergencia genética, indicando que podrían tratarse de especies crípticas, independientemente de su semejanza morfológica, apuntando un origen antiguo asociado a múltiples refugios glaciares frente a las severas condiciones ambientales, lo que limitaría el flujo genético dando lugar a esas poblaciones localmente diferenciadas (TORRICELLI *et al.*, 2010a; 2010b).

La especie exótica más extendida en la Antártida es *Hypogastrura viatica*, presente en ocho localidades diferentes (Islas Crozet, Marion, Kerguelen, Macquarie, Georgia del Sur, Shetland del Sur y Península Antártica Noroeste y Noreste) (se puede consultar su distribución en la Figura 6.9). La segunda especie más extendida es *Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941), también de la familia Hypogastruridae. Esta especie se ubica en seis localidades (Islas Shetland del Sur, Georgia del Sur, Príncipe Eduardo, Marion, Crozet y Macquarie). El resto de las especies exóticas se encuentran en tres localidades o menos (Tabla 4 del Anexo 1). La Isla Macquarie es la localización de la Antártida que presenta el mayor número de especies exóticas (16) (Figura 5.2). Como sucede con las especies nativas, la mayor riqueza de especies exóticas se localiza en las islas subantárticas.

5.2. REGIONALIZACIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LA ANTÁRTIDA BASADA EN LA COMUNIDAD DE COLÉMBOLOS

Con respecto al análisis de conglomerados jerárquicos, se observan cinco agrupamientos (Figura 5.3):

1. Grupo de islas subantárticas, islas marítimas y Península Antártica Noroeste y Noreste.
2. Grupo de la Antártida Este y Tierra de Enderby.
3. Grupo de la Tierra de Victoria (Norte y Sur), Montañas Transantárticas y Tierra de la Reina Maud.
4. Grupo de las Islas Balleny.
5. Grupo de la Península Antártica Central.

Las localidades más similares en cuanto a composición de Colémbolos son la Península Antártica Noroeste y la Península Antártica Noreste, dado que son las primeras que se unen formando un grupo a una distancia de 0,750. En la segunda etapa, se realiza un agrupamiento entre las localidades de Tierra de Victoria del Norte y Tierra de Victoria del Sur a una distancia de 0,583. En la tercera etapa, se unen el primer clúster (Península Antártica Noroeste y la Península Antártica Noreste) con las Islas Orcadas del Sur a una distancia de 0,508. A continuación, se unen las islas de Príncipe Eduardo y Marion a una distancia de 0,471, y así sucesivamente hasta llegar al agrupamiento que presenta una menor semejanza en cuanto a composición de especies, que sería el formado por la Península Antártica Central con el resto a una distancia de 0,018, esto es lógico dado que esta zona es la única en la que encontramos la especie *Friesea topo* Greenslade, 1995. El segundo grupo, después de la Península Antártica Central, que menos se parece al resto de las localidades son las Islas Balleny (Figura 5.3). Estas islas se encuentran más cerca de la Tierra de Victoria del Norte y del Sur, lo cual es consistente con la composición faunística dado que la única especie presente en las Islas Balleny, *Cryptopygus cisantarcticus* Wise, 1967, se localiza también en la Tierra de Victoria. Parece que *C. cisantarcticus* es la única especie que pudo llegar a estas islas desde la Antártida continental.

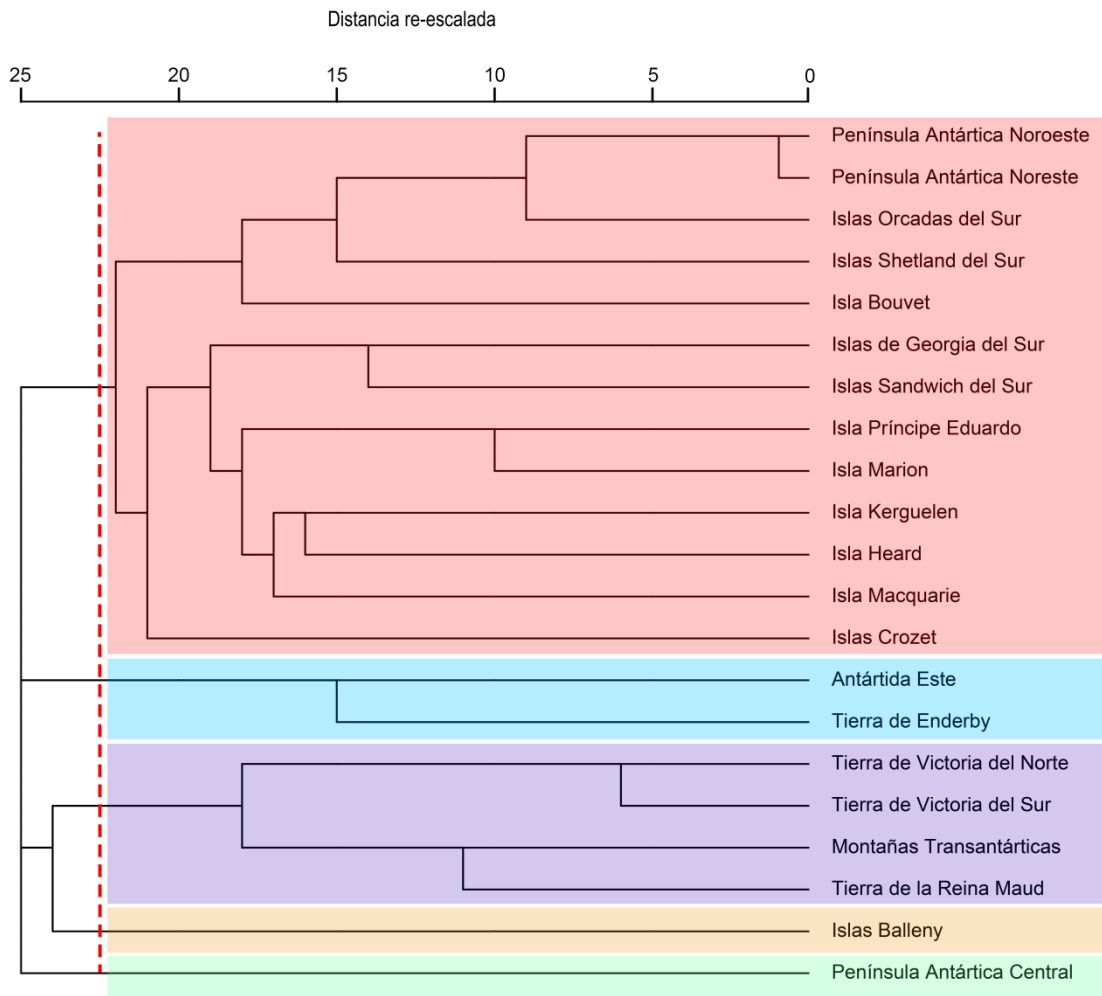


Figura 5.3. Dendrograma correspondiente a la clasificación jerárquica de las localidades según la similitud de Jaccard.

En los resultados se refleja la existencia de la Línea de Gressitt (Figura 3.9), una discontinuidad biogeográfica que separa las regiones de la Antártida continental y de la Antártida marítima-subantártica en función de la biodiversidad presente entre ambas zonas. La Antártida marítima formaría un grupo con la región subantártica, dado que se encuentran más cerca entre ellas que con la Antártida continental (Figura 5.3), es decir, la composición de Colémbolos es más parecida entre la Antártida marítima y subantártica, que entre estas dos regiones y el continente.

5.3. AGRUPAMIENTO DE COMUNIDADES COLEMBOLÓGICAS ANTÁRTICAS

El análisis de la composición colembológica de cada localidad permite igualmente identificar aquellas especies que tienden a aparecer juntas. Para toda la Antártida se han obtenido ocho agrupamientos principales (Grupos 1 a 8). En el primero, se forma un grupo con la especie *L. pallidus*, y es representativo de la Antártida Este (Figura 5.4). El Grupo 1 es el que se encuentra más alejado del resto, junto con los Grupos 2 y 3. El segundo grupo está constituido exclusivamente por la especie *F. topo*, que aparece únicamente en la Península Antártica Central (Figura 5.4).

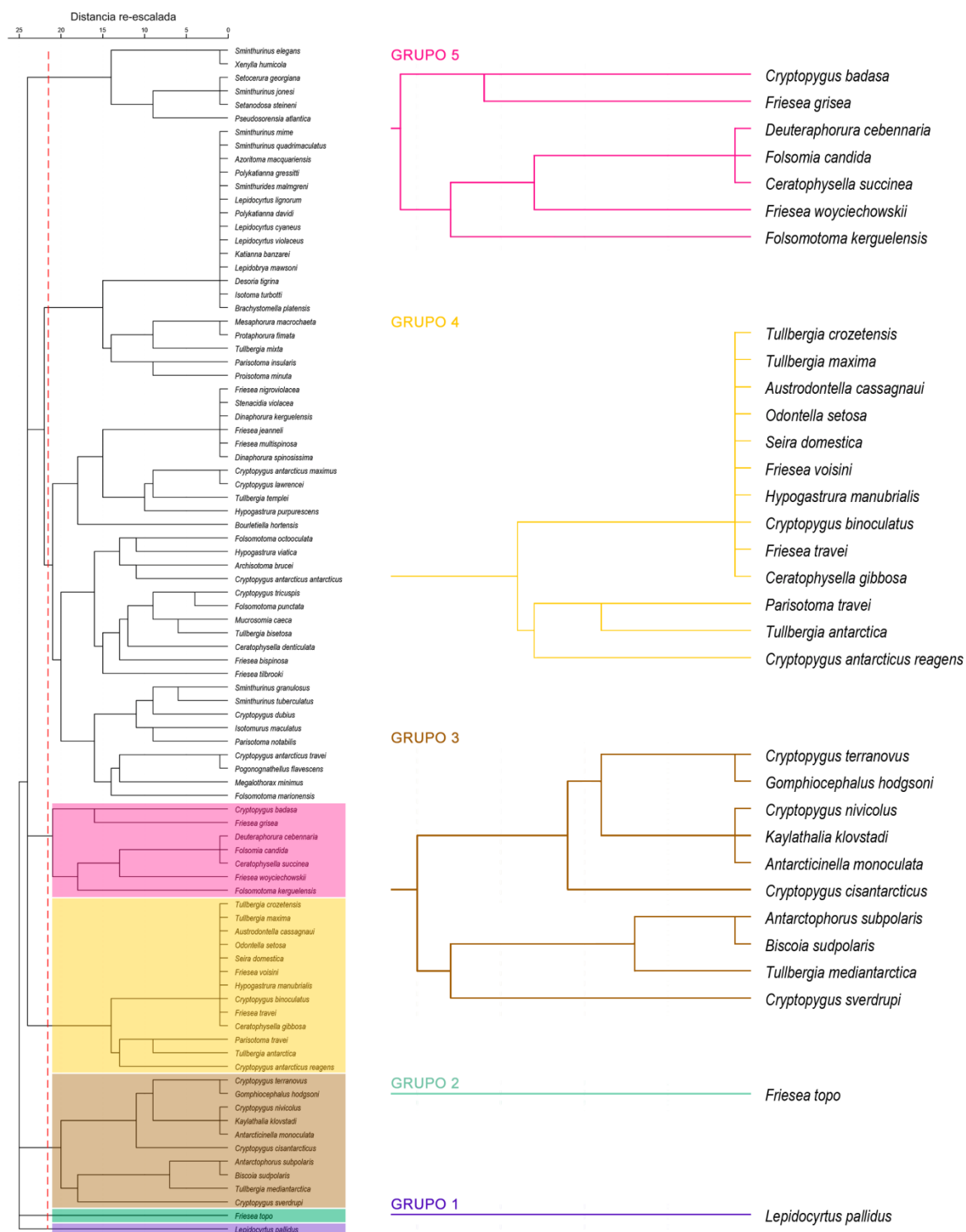


Figura 5.4. Dendrograma correspondiente a la clasificación jerárquica de las especies según la similaridad de Jaccard. Se observan los Grupos 1, 2, 3, 4 y 5, de los ocho en que se divide el dendrograma.

En el tercer grupo se encuentran las especies de la Antártida continental *Cryptopygus terranovus*, *Gomphiocephalus hodgsoni*, *Cryptopygus nivicolus*, *Kaylathalia klovstadi*, *Antarcticinella monoculata*, *C. cisantarcticus*, *Antarctophorus subpolaris*, *Biscoia sudpolaris*, *Tullbergia mediantarctica* Wise, 1967 y *Cryptopygus sverdrupi* Lawrence, 1978 (Figura 5.4).

El cuarto agrupamiento incluye las especies de las islas subantárticas que quedan al este del continente Antártico, fundamentalmente especies de las islas Crozet, Kerguelen, Heard y Macquarie, es decir, *Tullbergia crozetensis* Deharveng, 1981, *Tullbergia maxima* Deharveng, 1981, *Austrodontella cassagnai* Deharveng, 1981, *Odontella setosa* Deharveng, 1981, *Seira domestica* (Nicolet, 1842), *Friesea voisini* Deharveng, 1981, *Hypogastrura manubrialis* (Tullberg, 1869), *Cryptopygus binoculatus* Deharveng, 1981, *Friesea travei* Deharveng, 1981, *Ceratophysella gibbosa* (Bagnall, 1940), *Parisotoma travei* Deharveng, 1981, *Tullbergia antarctica* Lubbock, 1876 y *Cryptopygus antarcticus reagens* Enderlein, 1909 (Figura 5.4).

El Grupo 5 se compone en general de especies típicas de la Antártida marítima, y está formado por las especies: *Cryptopygus badasa* Greenslade, 1995, *F. grisea*, *Deuteraphorura cebennaria* (Gisin, 1956), *Folsomia candida* Willem, 1902, *Ceratophysella succinea* (Gisin, 1949), *Friesea woyciechowskii* Weiner, 1980 y *Folsomotoma kerguelensis* (Enderlein, 1903) (Figura 5.4).

El sexto agrupamiento se compone de especies de la Antártida marítima y de las islas subantárticas (Figura 5.5). Por lo tanto, el Grupo 6 está formado por las especies *Friesea nigroviolacea* Enderlein, 1909, *Stenacidia violacea* (Reuter, 1881), *Dinaphorura kerguelensis* Deharveng, 1981, *Friesea jeanneli* Denis, 1947, *Friesea multispinosa* Denis, 1947, *Dinaphorura spinosissima* (Wahlgren, 1906), *Cryptopygus antarcticus maximus* Deharveng, 1981, *Cryptopygus lawrencei* Deharveng, 1981, *Tullbergia templei* Wise, 1967, *Hypogastrura purpurescens* (Lubbock, 1868), *B. hortensis*, *F. octooculata*, *H. viatica*, *A. brucei*, *C. a. antarcticus*, *Cryptopygus tricuspis*, *Folsomotoma punctata* (Wahlgren, 1906), *M. caeca*, *Tullbergia bisetosa*, *C. denticulata*, *Friesea bispinosa* Deharveng, 1981, *Friesea tilbrookii* Wise, 1970, *Sminthurinus granulosus* Enderlein, 1909, *Sminthurinus tuberculatus* Delamare Deboutteville & Massoud, 1963, *Cryptopygus dubius* Deharveng, 1981, *Isotomurus maculatus* (Schaeffer, 1896), *Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896), *Cryptopygus antarcticus travei* Deharveng, 1981, *Pogonognathellus flavescens* (Tullberg, 1871), *Megalothorax minimus* Willem, 1900 y *Folsomotoma marionensis* (Deharveng, 1981) (Figura 5.5). Estas especies se distribuyen eminentemente en la región subantártica, con una marcada presencia en las islas de Georgia del Sur, Kerguelen, Heard y Macquarie.

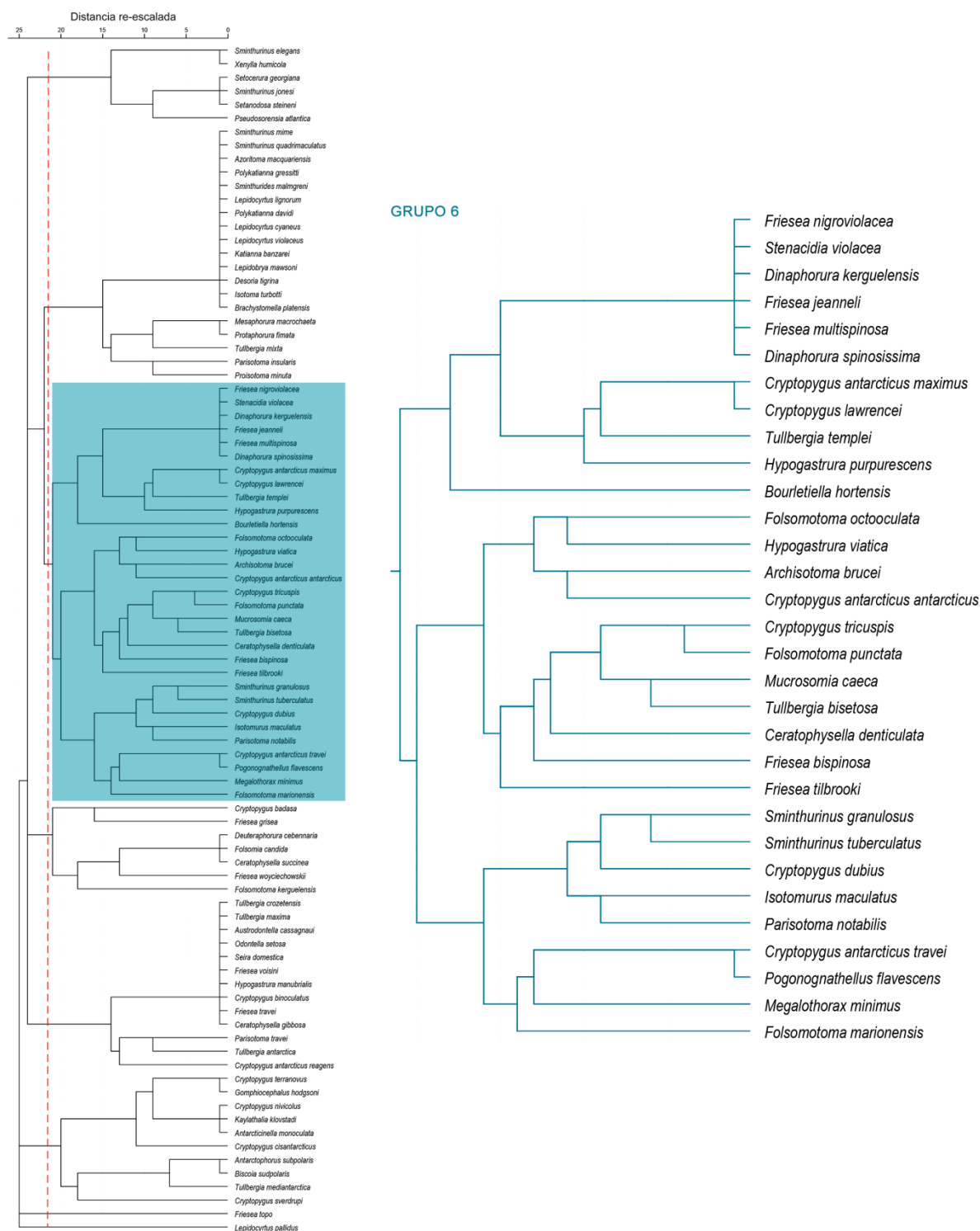


Figura 5.5. Dendrograma correspondiente a la clasificación jerárquica de las especies según la similitud de Jaccard. Se observa el Grupo 6, de los ocho en que se divide el dendrograma.

Finalmente, se obtienen los Grupos 7 y 8 (Figura 5.6). En el Grupo 7 se encuentran las especies que se distribuyen en las islas subantárticas más alejadas del continente, es decir, las de menor latitud. En concreto, *Sminthurinus mime* Börner, 1907, *Sminthurinus quadrimaculatus* (Ryder, 1879), *Azoritoma macquariensis* Greenslade & Potapov, 2008, *Polykatianna gressitti* (Salmon, 1964), *Sminthurides malmgreni* (Tullberg, 1876), *L. lignorum*, *Polykatianna davidi* (Tillyard, 1920), *Lepidocyrtus cyaneus* Tullberg, 1871, *Lepidocyrtus violaceus* (Geoffroy, 1762), *Katianna banzareii* Salmon, 1964, *Lepidobrya*

mawsoni (Tillyard, 1920), *Desoria tigrina* Nicolet, 1842, *Isotoma turbotti* (Salmon, 1949), *Brachystomella platensis* Najt & Massoud, 1974, *Mesaphorura macrochaeta* Rusek, 1976, *Protaphorura fimata* (Gisin, 1952), *Tullbergia mixta*, *Parisotoma insularis* Deharveng, 1981 y *Proisotoma minuta* Tullberg, 1871 (Figura 5.6).

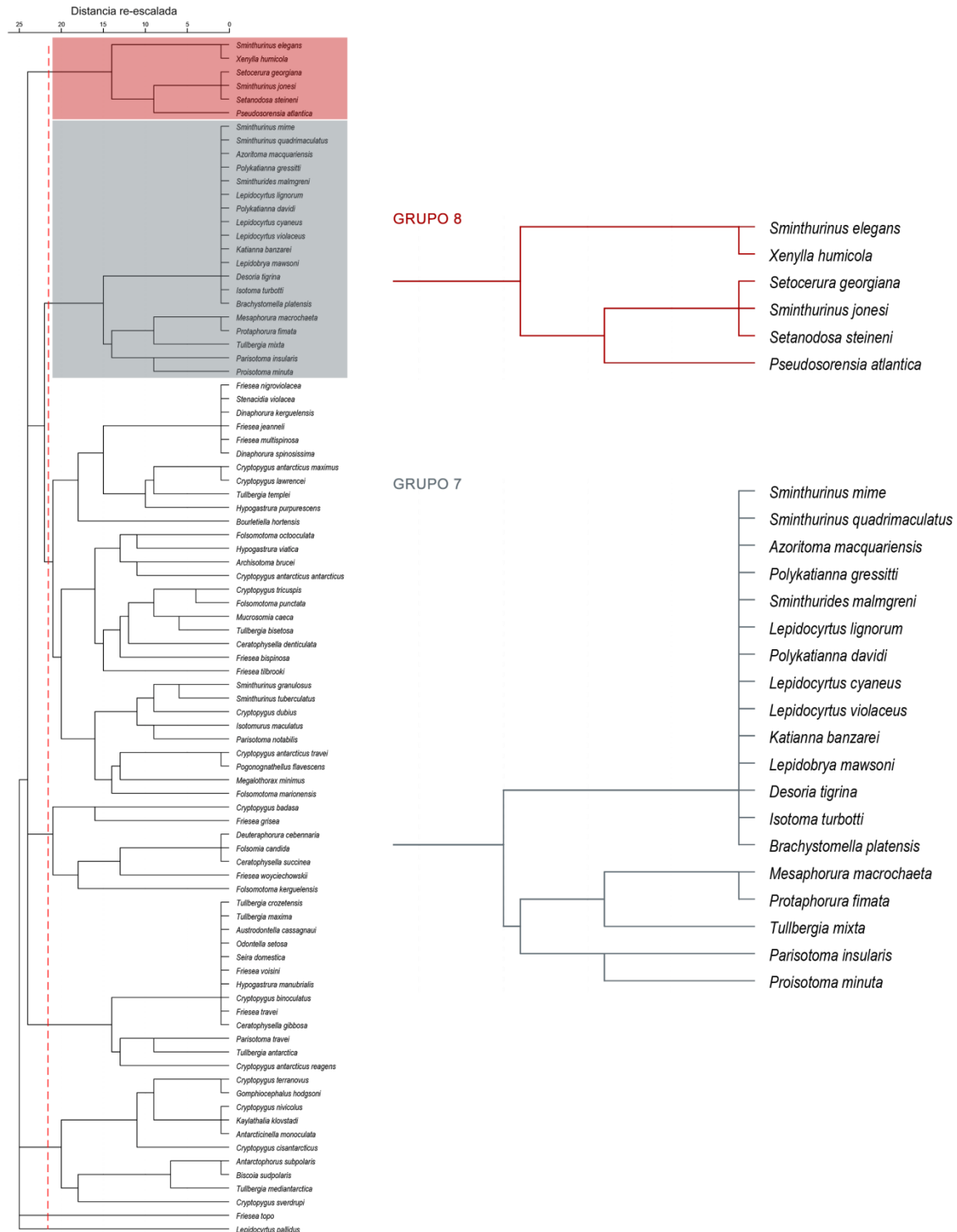


Figura 5.6. Dendrograma correspondiente a la clasificación jerárquica de las especies según la similitud de Jaccard. Se observan los Grupos 7 y 8, de los ocho en que se divide el dendrograma.

Las especies del Grupo 7 se distribuyen en la región subantártica, fundamentalmente en la Isla Macquarie, y el grupo formado por las especies *M. macrochaeta*, *P. fimata* y *T. mixta* se encuentran además en la región marítima.

El Grupo 8 incluye las especies *Sminthurinus elegans* (Fitch, 1862), *Xenylla humicola* (Fabricius, 1780), *Setocerura georgiana* (Schäffer, 1891), *Sminthurinus jonesi* Wise, 1970, *Setanodosa steineri* (Schäffer, 1891) y *Pseudosorensia atlantica* (Wise, 1970). Estas especies presentan una distribución concentrada en las islas Sandwich del Sur, Georgia del Sur y Macquarie (Figura 5.6). Esto apoya la idea de que las Islas Sandwich del Sur sean más parecidas a las islas subantárticas, en cuanto a composición de Colémbolos se refiere.

CAPÍTULO 6

ESTUDIO FAUNÍSTICO DE LOS COLÉMBOLOS DE LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA



En este capítulo se describen los caracteres básicos, la ecología y la distribución de las especies de Colémbolos de la Antártida marítima estudiadas en esta tesis doctoral. Se aportan ilustraciones originales y se discuten aspectos taxonómicos de interés para su identificación.



6.1. PANORÁMICA GENERAL DE LAS ESPECIES DE COLÉMBOLOS REGISTRADAS

El número total de ejemplares identificado en esta tesis es de 43072 individuos, pertenecientes a 16 especies (Tabla 2 del Anexo 1), los cuales fueron muestreados en 273 puntos a lo largo de ocho campañas de trabajo de campo (2002, 2003, 2007, 2009, 2011, 2012, 2013 y 2015). Todas las especies han sido ya citadas en la Antártida (DEHARVENG, 1981; GREENSLADE *et al.*, 2012), excepto la especie cosmopolita *C. succinea*, que constituye una cita nueva para esta región.

La división de las regiones biogeográficas empleadas en este trabajo para determinar la distribución geográfica de los Colémbolos se basa en MORRONE (2002). Cabe señalar que para esta tesis, las especies consideradas como exóticas son aquellas cuyas poblaciones no se han descrito en la Antártida hasta hace poco y/o hay un consenso para su origen exótico. Por lo tanto, el criterio para establecer la distribución de las especies reflejada en la Tabla 6.1 se sustenta en las siguientes referencias bibliográficas: WISE (1970a, 1970b, 1971), SALMON (1974a), WEINER (1980), DEHARVENG (1981), GREENSLADE (1990, 1995, 2006, 2010), GREENSLADE & DEHARVENG (1997), JORDANA *et al.* (1997), CONVEY *et al.* (1999), HECKMAN (2001), GREENSLADE & CONVEY (2012), GREENSLADE *et al.* (2012), RUSSELL *et al.* (2014), BELLINGER *et al.* (2016) y GLOBAL BIODIVERSITY INFORMATION FACILITY (2016).

FAMILIA	ESPECIE	ESTATUS EN LA ANTÁRTIDA	DISTRIBUCIÓN	CATEGORÍA MORFOECOLÓGICA
Hypogastruridae	<i>Ceratophysella succinea</i> (Gisin, 1949)*	Exótica	1, 12	Hemiedáfica
	<i>Hypogastrura viatica</i> (Tullberg, 1872)	Exótica	1, 8, 12	Hemiedáfica
Neanuridae	<i>Friesea bispinosa</i> Deharveng, 1981	Nativa	11	Hemiedáfica
	<i>Friesea grisea</i> (Schäffer, 1891)	Nativa	11	Hemiedáfica
	<i>Friesea woyciechowskii</i> Weiner, 1980	Nativa	9, 11	Euedáfica
Onychiuridae	<i>Deuteraphorura cebennaria</i> (Gisin, 1956)	Exótica	3, 11	Euedáfica
	<i>Protaphorura fimata</i> (Gisin, 1952)	Exótica	1, 11, 13	Euedáfica
	<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	Exótica	1, 5, 8	Euedáfica
	<i>Tullbergia mixta</i> Wahlgren, 1906	Nativa	11	Euedáfica
Isotomidae	<i>Archisotoma brucei</i> (Carpenter, 1907)	Nativa	11	Atmobia
	<i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i> Willem, 1902	Nativa	2, 4, 9, 11, 12, 13	Hemiedáfica
	<i>Cryptopygus badasa</i> Greenslade, 1995	Nativa	11	Hemiedáfica
	<i>Folsomotoma octooculata</i> (Willem, 1901)	Nativa	9, 11	Hemiedáfica
	<i>Folsomotoma punctata</i> (Wahlgren 1906)	Nativa	4, 9, 11, 12	Hemiedáfica
	<i>Mucrosomia caeca</i> (Wahlgren 1906)	Nativa	9, 10, 11, 12, 13	Hemiedáfica
	<i>Proisotoma minuta</i> Tullberg 1871	Exótica	1, 4, 6, 7, 8	Hemiedáfica

Tabla 6.1. Especies de Colémbolos obtenidas en los muestreos realizados en la presente investigación. *: Nueva cita para la Antártida. Regiones biogeográficas: 1 = Holártica; 2 = Neártica; 3 = Paleártica; 4 = Neotropical; 5 = Afrotropical; 6 = Oriental; 7 = Australotropical; 8 = Austral; 9 = Andeana; 10 = Capense; 11 = Antártica; 12 = Australotemperada; 13 = Neozelandesa.

La distribución vertical de los Colémbolos en el perfil del suelo se basa en sus preferencias por los distintos niveles del mismo, lo cual se relaciona con su morfología y su adaptación al medio, dando lugar a la denominada categoría morfoecológica (Tabla 6.1). GISIN (1943) propone por primera vez la clasificación de los Colémbolos en tres categorías morfoecológicas, en función de su adaptación a las condiciones del medio. Así, se pueden definir las especies atmobias, hemiedáficas y euedáficas. Las especies atmobias son aquellas adaptadas a la vida en la superficie del suelo o sobre la vegetación. Son animales pigmentados, de mediano o gran tamaño, con ocelos y apéndices muy desarrollados, especialmente la furca que es larga, adaptada al salto. Las especies hemiedáficas viven en la capa de humus. A esta categoría pertenecen la mayor parte de las especies de Colémbolos. Presentan caracteres morfológicos intermedios entre los individuos atmobios y euedáficos. Por último, las especies euedáficas están adaptadas a la vida hipogea, en los horizontes y niveles de suelo mineral. Se caracterizan por un tamaño corporal reducido, ausencia de ocelos y pigmentación, y apéndices poco desarrollados. En contraposición a las categorías precedentes, los individuos euedáficos presentan unos órganos sensoriales olfativos y auditivos (quimiorreceptores y mecanorreceptores) especialmente desarrollados en tamaño y número.

De las 16 especies identificadas en la presente tesis doctoral, 6 corresponden a especies exóticas y 10 a especies nativas de la Antártida, distribuyéndose mayoritariamente por la Antártida marítima (Tabla 6.1 y Figura 6.1).

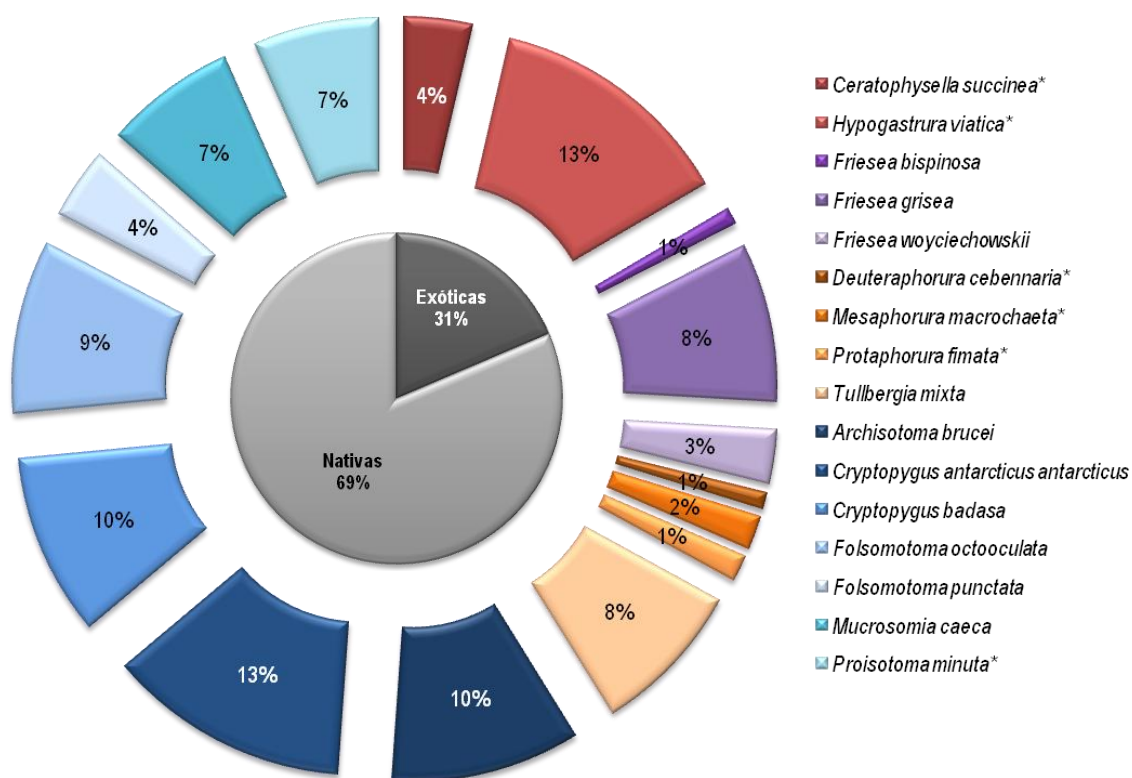


Figura 6.1. Porcentaje de especies presentes en este estudio, en las seis localidades analizadas. Las abundancias se han transformado logarítmicamente para su representación gráfica ($\log (x+1)$). *: Especies exóticas.

Para las localidades muestreadas se han obtenido un total de 9100 individuos de Colémbolos en Isla Barrientos y 31272 individuos en Isla Decepción (Tabla 2 del Anexo 1). Ambas localidades son las que se han muestreado en mayor medida durante las campañas antárticas de la presente investigación, correspondiendo el 64% de las muestras obtenidas a Isla Decepción y el 26% a Isla Barrientos (Tabla 1 del Anexo 1), por lo tanto, no es de extrañar que presenten las mayores abundancias poblacionales.

Con respecto a las especies registradas, se observa que se han obtenido un total de seis especies exóticas para estas regiones de la Antártida marítima (Figura 6.2). Las especies exóticas *H. viatica* y *M. macrochaeta* son las únicas que se encuentran en ambas islas, el resto de especies solo se han registrado en la Isla Decepción para este trabajo. Las otras 10 especies registradas son nativas, una de ellas, *F. bispinosa*, presente sólo en Isla Barrientos y dos, *F. punctata* y *M. caeca*, únicamente en Isla Decepción (Figura 6.2).

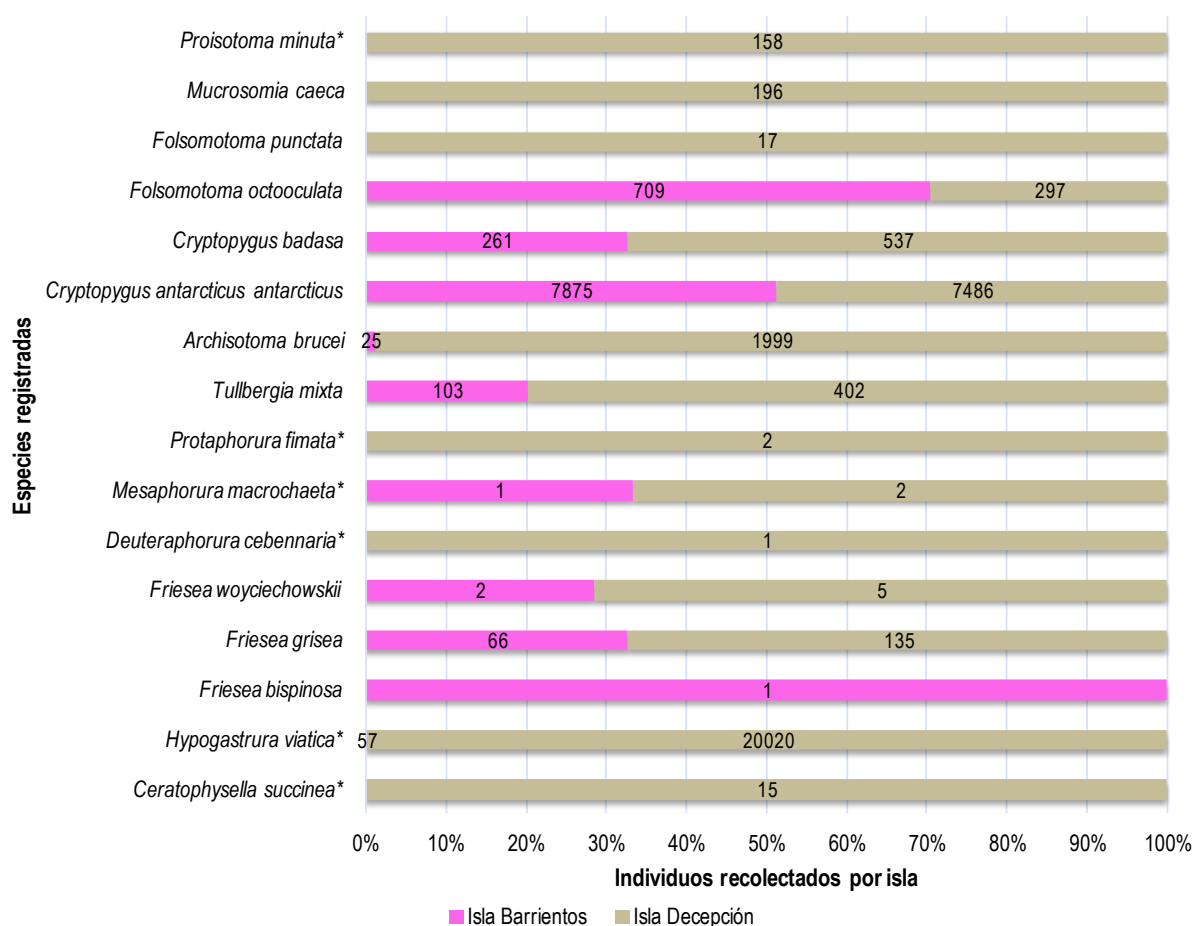


Figura 6.2. Abundancia relativa y absoluta de las especies de Colémbolos registradas en las islas Barrientos y Decepción en la presente tesis. *: Especies exóticas.

También se han muestreado las localidades de Isla Livingston (871 individuos), Punta Cierva (1246 individuos), Isla Cuverville (497 individuos) e Isla Greenwich (43 individuos) (Tabla 2 del Anexo 1). La baja abundancia registrada en comparación con las localidades anteriores es reflejo del reducido

muestreo en estas zonas, con un total del 10% de las muestras obtenidas para esta investigación entre las cuatro localidades (Tabla 1 del Anexo 1).

En referencia a las especies registradas, se observa que se han obtenido un total de siete especies nativas en estas regiones de la Antártida marítima (Figura 6.3). Las especies presentes ya han sido citadas por otros autores (GRESSITT *et al.*, 1963; SALMON, 1962b; WISE, 1967; 1971; RICHARD *et al.*, 1994; GREENSLADE, 1995; CONVEY *et al.*, 1996; CONVEY & QUINTANA, 1997; RUSSELL *et al.*, 2014), excepto las especies *A. brucei* en Isla Livingston, *F. woyciechowskii* y *C. badasa* en Isla Greenwich, *F. grisea* en Isla Cuverville y *C. badasa* en Punta Cierva, que se citan por primera vez en esta tesis doctoral. En estas localidades no se han registrado especies exóticas para este estudio, sin embargo, SALMON (1962b) registró la especie exótica *H. viatica* en la Isla Greenwich.

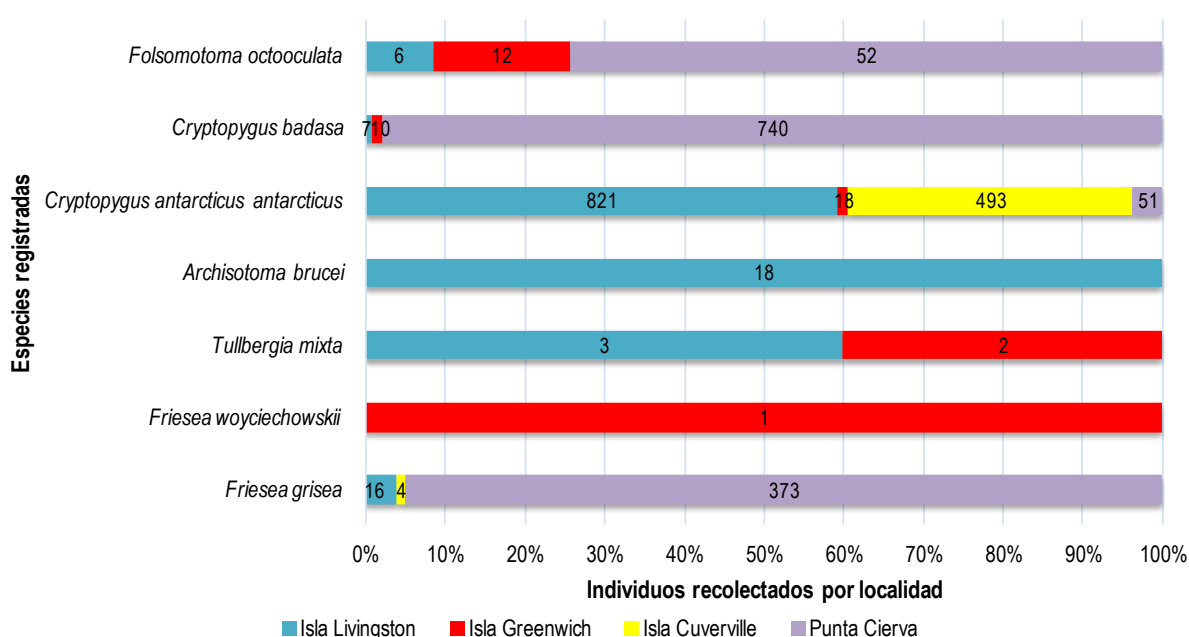


Figura 6.3. Abundancia relativa y absoluta de las especies de Colémbolos registradas en las islas Livingston, Greenwich, Cuverville y Punta Cierva en la presente tesis.

6.2. DESCRIPTIVA DE LAS ESPECIES DE COLÉMBOLOS IDENTIFICADAS

A continuación, se realiza una breve diagnosis de los taxones identificados, incluyendo información básica sobre su distribución y ecología. En el Anexo 3 se encuentra la lista de sinonimias y combinaciones para las especies identificadas en el presente trabajo.

Familia Hypogastruridae Börner, 1906

Esta familia se caracteriza por la presencia de un órgano sensorial en el artejo antenal III con dos bastones sensoriales cortos, en muchas ocasiones curvados y protegidos por un repliegue. El artejo antenal IV siempre tiene sensilas, que varían en número, disposición y morfología de unas especies a

otras. El órgano postantenal, cuando está presente, tiene forma de roseta con un número variable de vesículas. El número de corneolas también es variable. Las piezas bucales de esta familia son masticadoras, formadas por maxilas y mandíbulas. La maxila presenta un cardo robusto entre el estipe y el fulcro, y la mandíbula se caracteriza por la presencia de una placa molar dentada. La quetotaxia de la familia es muy variable (HOPKIN, 1997; JORDANA *et al.*, 1997).

Ceratophysella succinea (Gisin, 1949)

La especie fue descrita como *Hypogastrura succinea* por Gisin en el año 1949. La localidad tipo se encuentra en Schaffhausen (Suiza), en concreto, esta especie se localizó en un prado seco (GREENSLADE *et al.*, 2014).

DIAGNOSIS

La longitud de los ejemplares de esta especie está comprendida entre 1 y 1,3 mm. La coloración corporal es marrón rojiza. El artejo antenal IV tiene dos sensilas externas y cuatro internas en la región dorsal, y seis sedas cortas engrosadas en el ápice alrededor de una sensila en la región ventral. La vesícula apical del artejo antenal IV es trilobulada. El artejo antenal III presenta el órgano sensorial con dos sensilas laterales del mismo tamaño que las del artejo antenal IV. *C. succinea* presenta ocho ocelos a cada lado de la cabeza. El órgano postantenal cuenta con 4 vesículas, las dos anteriores mayores que las posteriores (Figura 6.4.A). El borde anterior del labro presenta cuatro papilas. El palpo maxilar es simple y con una seda sublobular. La maxila tiene seis lamelas dentadas desarrolladas. La papila labial C está ausente (Figura 6.4.B).

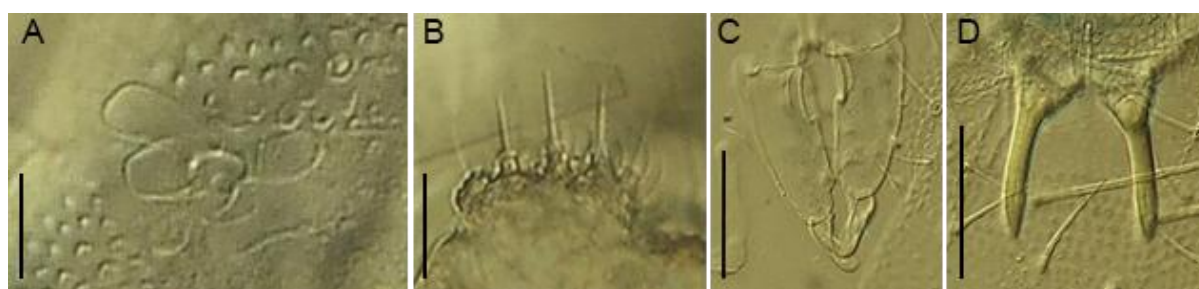


Figura 6.4. Estructuras características de *C. succinea* 400X. **A.** Órgano Postantenal. **B.** Parte anterior del labio con cuatro papilas. Se aprecia que la papila labial C está ausente. **C.** Furca. Se observa el característico mucrón en forma de cuchara. **D.** Espinas anales. Escala: A = 10 µm; B = 10 µm; C = 52 µm; D = 76 µm.

Las sedas corporales son lisas. La uña exhibe un diente medial interno y dos dientes laterales. El empodio está bien desarrollado, con lámina basal y una seda terminal que alcanza el diente interno de la uña. El tubo ventral presenta 4+4 sedas. El retináculo tiene 4+4 dientes. La furca de la especie es característica. El dens tiene 6+6 sedas dorsales, y el mucrón es ancho, adquiriendo una característica forma de cuchara (Figura 6.4.C). El segmento abdominal VI porta un par de espinas anales largas (más

de 2/3 de la longitud de la uña III), finas, amarillas, y situadas sobre papilas basales (Figura 6.4.D) (GISIN, 1960; JORDANA & ARBEA, 1989; JORDANA *et al.*, 1997; HECKMAN, 2001; GREENSLADE *et al.*, 2014).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

C. succinea es una especie cosmopolita distribuida en el reino Holártico y en la región Australotemperada (JORDANA *et al.*, 1997; KAPRUS *et al.*, 2006; GREENSLADE *et al.*, 2014).

En este trabajo se ha encontrado en la campaña 2015 en la única laguna litoral intercotidal con fuentes de aguas termales de la Antártida, el lago Kroner (Isla Decepción) (Figura 6.5).

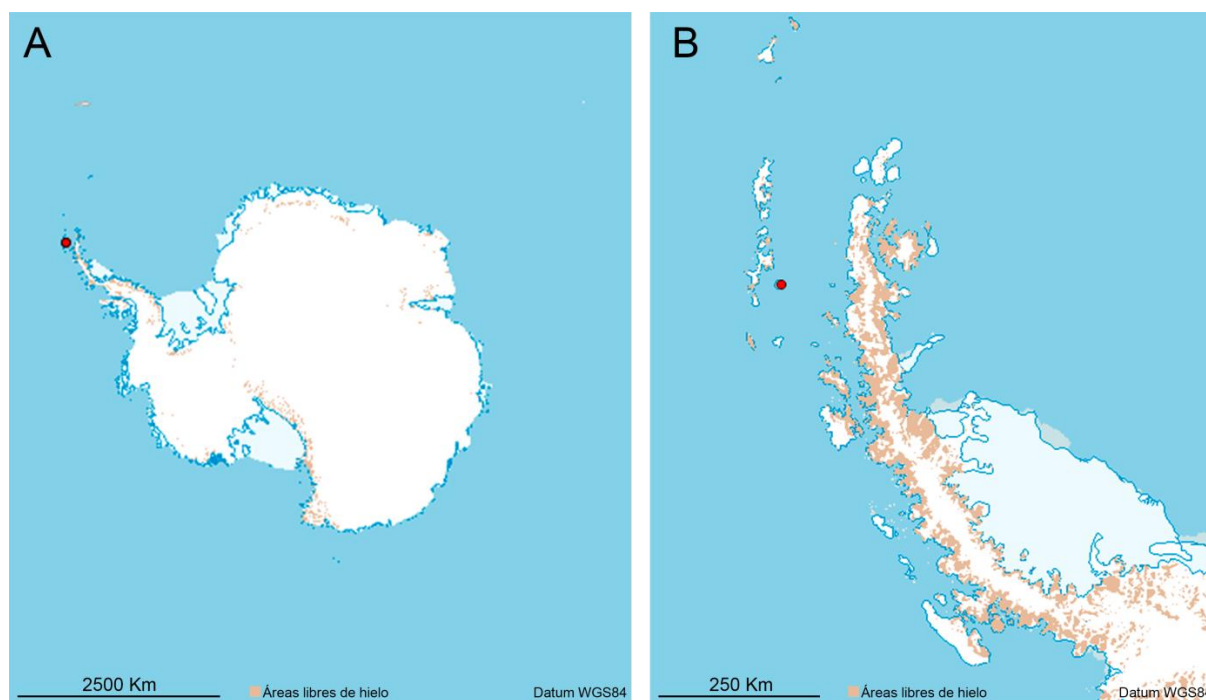


Figura 6.5. Distribución de *C. succinea* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

APUNTES ECOLÓGICOS

En la Antártida *C. succinea* aparece en playas con anomalías geotermales de la Isla Decepción. Se localiza en el Lago Kroner, constituyendo la primera cita en este estudio para la Antártida. En concreto, se encuentra en el borde del lago, en una pequeña laguna con acumulación de algas, junto con grandes densidades de la especie *H. viatica* en las playas de Bahía Balleneros. La especie en otras localizaciones de su área de distribución prefiere los hábitats abiertos, a menudo relacionados con la actividad humana, tales como: tierras de cultivo o jardines de ciudades. Está presente en praderas húmedas, estepas, pantanos y vegetación de grava aluvial. Con menor frecuencia se encuentra en los nidos de pequeños mamíferos y en bosques secos (FJELLBERG, 1994; KAPRUS *et al.*, 2006). En Australia se ha encontrado en la superficie de una charca en el acueducto de Pipers Creek, en el Parque Nacional de Kosciusko, a 1600 m de altitud (GREENSLADE *et al.*, 2014). En este trabajo, para los

muestreos realizados en la Isla Decepción se constata que *C. succinea* es estenoterma, localizándose en áreas con temperaturas comprendidas entre los 10 a 20° C.

Esta especie es microbívora, ya que basa su régimen alimenticio en hifas de hongos y bacterias (MALCICKA *et al.*, 2017).

Hypogastrura viatica (Tullberg, 1872)

La especie fue descrita como *Achorutes viaticus* por Tullberg en el año 1872. La localidad tipo se encuentra en Allmäln i Uppland (Suecia) (DEHARVENG, 1981; GREENSLADE *et al.*, 2014).

El primer registro de esta especie en la Isla Decepción corresponde a HACK (1949), que tomó muestras, entre diciembre de 1948 y enero de 1949, en huesos de ballenas sobre suelo geotermal de fumarolas (GREENSLADE, 2010). Sin embargo, el primer registro en la región subantártica corresponde al año 1901 en la Isla Macquarie por H. Hamilton (GREENSLADE & WISE, 1986; GREENSLADE & CONVEY, 2012).

SALMON (1962b) describió la especie *Hypogastrura antarctica*, de la Isla Decepción, basándose en la morfología de los pelos tibiotarsales de la pata. WISE (1971) estableció la sinonimia entre *H. antarctica* e *H. viatica* al considerar que realmente no había diferencias entre ambas especies. Según WISE (1971) *H. viatica* tiene tres pelos tibiotarsales en la parte posterior de la pata. En el ejemplar identificado por SALMON (1962b) el tercer pelo tibiotarsal es poco prominente, con respecto a los otros dos, lo que llevó a Salmon a confusión al describir *H. antarctica* con sólo dos pelos, cuando en realidad tiene tres, y por lo tanto se trataba de *H. viatica*.

En este trabajo se ha mantenido la especie aceptada *H. viatica*, sin considerar dos taxones distintos. Sin embargo, al observar un gran número de ejemplares se puede constatar una cierta variación intrapoblacional que puede llevar a cuestionar la posible existencia de dos especies. Así por ejemplo se observan diferencias en el mucrón, muy curvado con dos láminas laterales, adquiriendo cierta forma en cuchara, en la forma de algunos ejemplares (Figura 6.6.A), y liso, recto, o algo curvado en otros (Figura 6.6.B). Además, en unas poblaciones las sedas corporales son más robustas, rectas y apuntadas que en otras.

La pigmentación corporal también es variable, siendo homogénea en algunos casos (Figura 6.7.A) y mostrando una distribución parcheada en otros (Figura 6.7.B). También se percibe una diferencia en el tamaño proporcional de la cabeza, algo mayor en unas poblaciones, y en la forma de las uñas, que adquieren un mayor grado de curvatura en estas mismas poblaciones.



Figura 6.6. Mucrón de *H. viatica* 400X. **A.** Mucrón con cierta forma de cuchara. **B.** Mucrón liso y algo curvado en la región distal. Escala: A = 60 μ m; B = 12 μ m.

Estas diferencias en los rasgos de los ejemplares observados, podrían coincidir con variaciones debidas a procesos de polimorfismo del tipo de ecomorfosis o ciclomorfosis (CASSAGNAU, 1986; LUCIÁÑEZ & SIMÓN, 2000; ARBEA, 2007), que sin embargo no se han descrito para esta especie.

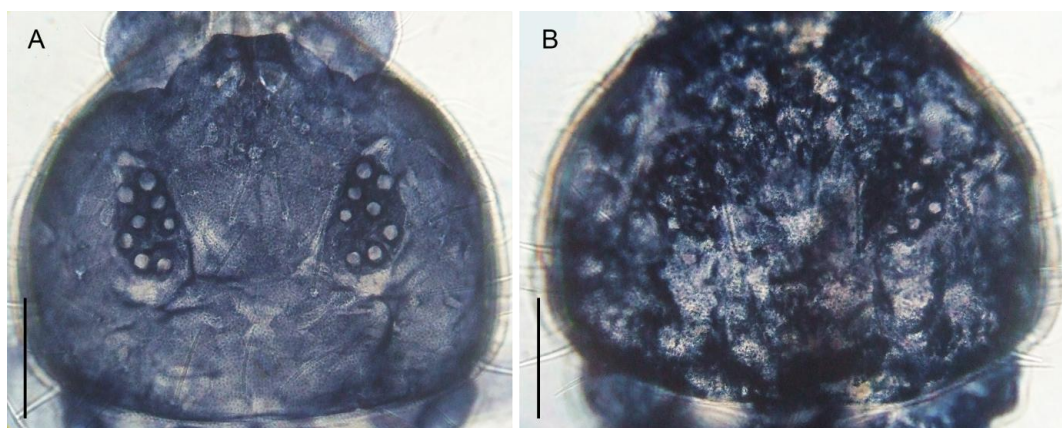


Figura 6.7. Pigmentación corporal de *H. viatica* 400X. **A.** Homogénea. **B.** Parcheada. Escala: A = 42 μ m; B = 45 μ m.

DIAGNOSIS

La longitud de los ejemplares de esta especie llega a ser de 2 mm. La coloración corporal es azul oscura. El artejo antenal IV tiene cinco sensilas externas y dos internas en la región dorsal. Además, presenta dos microsensilas subapicales junto a las sensilas externas. El artejo antenal III posee dos sensilas pequeñas centrales, y una sensila a cada lado de las dos anteriores. Las sedas de los artejos antenales I y II se caracterizan por su forma barbilada. En la cabeza presenta ocho ocelos a cada lado, en una mancha pigmentada que es común (Figura 6.7). El órgano postantenal tiene cuatro vesículas. La mandíbula presenta cinco dientes apicales, los dos anteriores más largos y el posterior rudimentario. La maxila tiene tres dientes y dos lamelas. Las sedas corporales son lisas.

En la parte posterior de las patas es característica la presencia de tres pelos tibiotarsales mazudos. La uña tiene un resalte en la región interna, que no llega a ser un diente claramente definido. El empodio presenta una pequeña lámina basal y alcanza la mitad de la longitud de la uña (Figura 6.8.A).

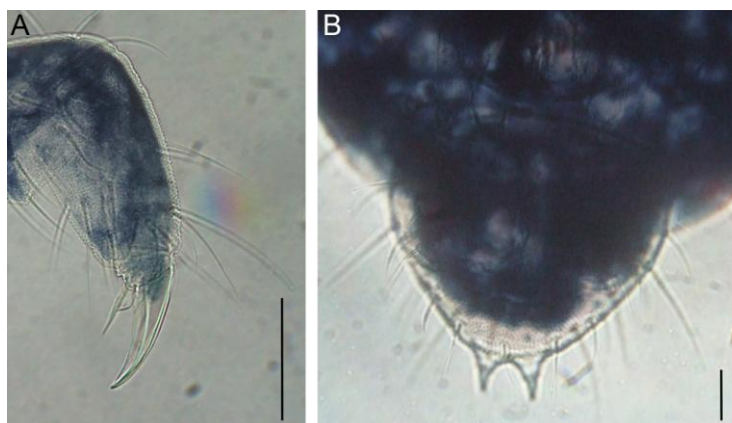


Figura 6.8. Morfología de *H. viatica* 400X. **A.** Tibiotarso y uña de la pata III. **B.** Espinas anales. Escala: A = 35 µm; B = 22 µm.

El tubo ventral tiene 4+4 sedas. El retináculo cuenta con 3+3 dientes. La furca presenta el manubrio y el dens aproximadamente de la misma longitud, mientras que el mucrón es menor que la mitad de la longitud del dens. El dens carece de sedas dorsales (SALMON, 1962b) y tiene seis sedas ventrales (GREENSLADE *et al.*, 2014). El mucrón es poco curvado y sin dientes, con una especie de prolongación o lamela (Figura 6.6). Las espinas anales son cortas, curvadas, y ligeramente más largas que las papilas basales (Figura 6.8.B) (GISIN, 1960; SALMON, 1974a; JORDANA *et al.*, 1997; HECKMAN, 2001; GREENSLADE, 2006).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Es una especie cosmopolita distribuida en la región Neártica, en concreto en las subregiones Rocosas y Subártica, en gran parte de la región Paleártica, la región Afrotropical y la mayoría del reino Austral, en las regiones Andina, Antártica, Capense, Neozelandesa y Australiana (SALMON, 1974a; DEHARVENG, 1981; WISE, 1971; GREENSLADE, 1990; JORDANA *et al.*, 1997; HECKMAN, 2001; GREENSLADE *et al.*, 2014).

En la región Antártica se encuentra en la Antártida marítima e islas subantárticas (Georgia del Sur, Marion, Crozet, Kerguelen y Macquarie) (Figura 6.9).

Se ha encontrado en las campañas 2011, 2012 y 2015 en zonas de ladera, playas, senderos, musgos, algas marinas, *P. crispata*, suelo ornitógeno, suelo desnudo y ambientes geotermales, en las islas Decepción y Barrientos.

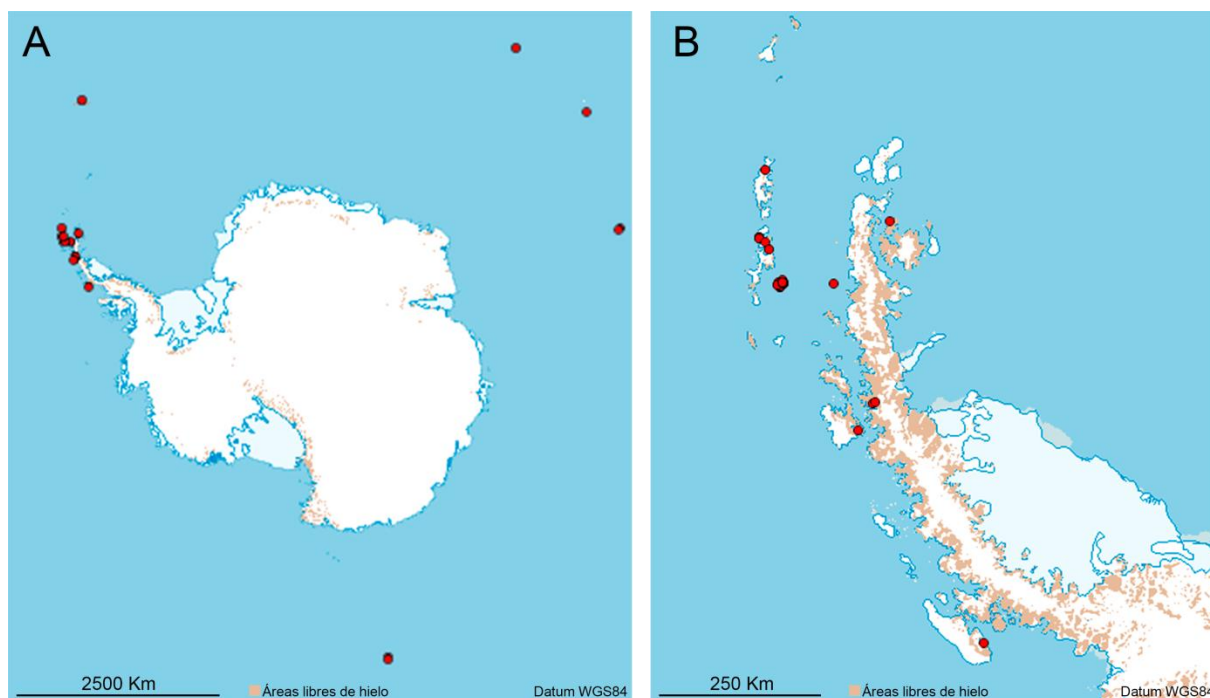


Figura 6.9. Distribución de *H. viatica* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

APUNTES ECOLÓGICOS

En la Antártida, *H. viatica* se encuentra en todos los tipos de vegetación supralitoral, sobre musgos y piedras, huesos de ballenas en la Isla Decepción (TILBROOK, 1967a), en playas, en la superficie de arroyos y charcas, en lagos, y en el suelo, bajo musgos y piedras. Es muy abundante en hábitats salinos y contaminados (DEHARVENG & TRAVÉ, 1981; GREENSLADE, 2006; GREENSLADE *et al.*, 2014). En este estudio, se ha comprobado que *H. viatica* alcanza densidades elevadas en playas con anomalías geotermales y terrazas con vegetación en la Isla Decepción. Está presente en zonas de intermareal caracterizadas por su poca pendiente y baja altitud, y por esta razón se correlaciona de forma negativa con la pendiente y altitud.

De los resultados obtenidos en esta investigación, se constata que *H. viatica* es una especie euriterma en la Isla Decepción, dado que está presente en un amplio rango de temperaturas en la isla, desde los 0° C hasta temperaturas por encima de los 40° C, aunque se concentre fundamentalmente en zonas con temperaturas por debajo de los 20° C.

En la Isla de Georgia del Sur se ha observado que *H. viatica* desplaza a la especie nativa *C. a. antarcticus*, considerándose por ello una especie invasora (CONVEY *et al.*, 1999).

El régimen alimenticio de *H. viatica* se basa fundamentalmente en tejidos de plantas (MALCICKA *et al.*, 2017), aunque al observar gran cantidad de ejemplares al microscopio óptico, se constata la presencia de nematodos en el sistema digestivo. Esta actividad depredadora ya ha sido registrada por otros

investigadores (CHERNOVA *et al.*, 2007), de manera que amplía su papel trófico y su plasticidad ecológica.

Familia Neanuridae Börner, 1901

Las especies de esta familia presentan coloración variable. La quetotaxia sensilar del cuerpo desde el terguito torácico II al abdominal V es típica, constituida por 22/11111 pares de sedas sensoriales, aunque pueden aparecer algunas suplementarias en los primeros segmentos del abdomen, y microsensilas en el tórax. Las antenas tienen un aspecto subcilíndrico o cónico. Se caracteriza por la presencia de maxilas de morfología variable, que pueden tener lamelas dentadas o estiliformes. En la maxila se encuentra un cardo delgado y largo, que articula por un lado con el estipe y por el otro con el fulcro que termina en un proceso postero-interno muy reducido. Las mandíbulas carecen de placa molar dentada, están más o menos reducidas, pudiendo llegar a desaparecer (JORDANA *et al.*, 1997). La mandíbula de esta familia al carecer de placa molar, se especializa en ramonear, perforar y succionar el alimento (HOPKIN, 1997; MALCICKA *et al.*, 2017).

Subfamilia Frieseinae Massoud, 1967

Color variable, con o sin pigmento. Presenta el artejo antenal IV con una vesícula apical simple, raramente trilobulada, sin cepillo sensorial. Este artejo se fusiona en mayor o menor grado con el III, que se caracteriza por la presencia de cinco sensilas típicas en su órgano sensorial. Mandíbulas presentes, y maxila de forma triangular, con un capítulo constituido por dos pequeñas lamelas dentadas. Carece de órgano postantenal.

Esta subfamilia carece de empodio en la pata o es vestigial. La furca está reducida o ausente, aunque existe cierta variabilidad, y de forma general presenta espinas anales en el segmento abdominal VI (DEHARVENG, 1981; GREENSLADE & DEHARVENG, 1997).

Las especies pertenecientes al género *Friesea* se encuentran en la hojarasca, en el suelo y bajo piedras. Tienden a estar en ambientes donde la riqueza es muy baja, tales como: el litoral, hábitats alpinos y latitudes elevadas (regiones polares) (GREENSLADE & DEHARVENG, 1997).

El contenido estomacal de las especies pertenecientes al género muestra restos de mandíbulas de rotíferos, y raramente nematodos, sin embargo, destaca la ausencia de esporas e hifas de hongos. Esto es indicativo de que las especies del género *Friesea* son predadoras, lo cual es inusual en la mayoría de los Colémbolos, que se alimentan de microorganismos del suelo o materia vegetal en descomposición (GREENSLADE & DEHARVENG, 1997; HOPKIN, 1997; MALCICKA *et al.*, 2017).

Friesea bispinosa* Deharveng, 1981*DIAGNOSIS**

La longitud de los ejemplares de esta especie llega a ser de 1 mm. La coloración corporal es gris claro a oscuro. La especie tiene seis ocelos a cada lado de la cabeza, distribuidos en dos grupos, cuatro anteriores y dos posteriores (Figura 6.10.A). Presenta entre cuatro y cinco pelos tibiotarsales en la pata III. La uña carece de dientes en toda su longitud (Figura 6.10.B). El tubo ventral tiene 2+2 sedas posteriores y 2+2 sedas laterales.

La furca está reducida y porta de tres a seis microsedas (GREENSLADE & DEHARVENG, 1997). La abertura genital en los machos tiene ocho sedas cortas y de 16 a 22 sedas circungenitales, y en las hembras se encuentran dos sedas cortas y de 10 a 15 sedas circungenitales (DEHARVENG, 1981). El segmento abdominal VI tiene dos espinas anales dorsales largas y finas (Figura 6.10.C) (GREENSLADE, 2006).



Figura 6.10. Morfología de *F. bispinosa* 400X. **A.** Área ocular izquierda. **B.** Detalle de la uña de la pata III. **C.** Espinas anales. Escala: A = 40 μ m; B = 25 μ m; C = 21 μ m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Esta especie está restringida al reino Austral, en concreto a la región Antártica, donde se ha encontrado en las islas subantárticas (Crozet, Kerguelen, Heard y Macquarie) y en la Antártida marítima (Figura 6.11).

En este trabajo se ha encontrado durante la campaña 2013 en un sendero en la Isla Barrientos.

APUNTES ECOLÓGICOS

Esta especie es típica en zonas cubiertas de vegetación a partir de los 200 m de altitud en algunas islas subantárticas (GREENSLADE, 2006). También es habitual encontrarla en zonas húmedas sin vegetación, aunque con baja densidad de individuos. *F. bispinosa* muestra alteraciones significativas de abundancia en ambientes degradados, disminuyendo su frecuencia a la mitad en comparación con un ambiente natural (DEHARVENG & TRAVÉ, 1981).

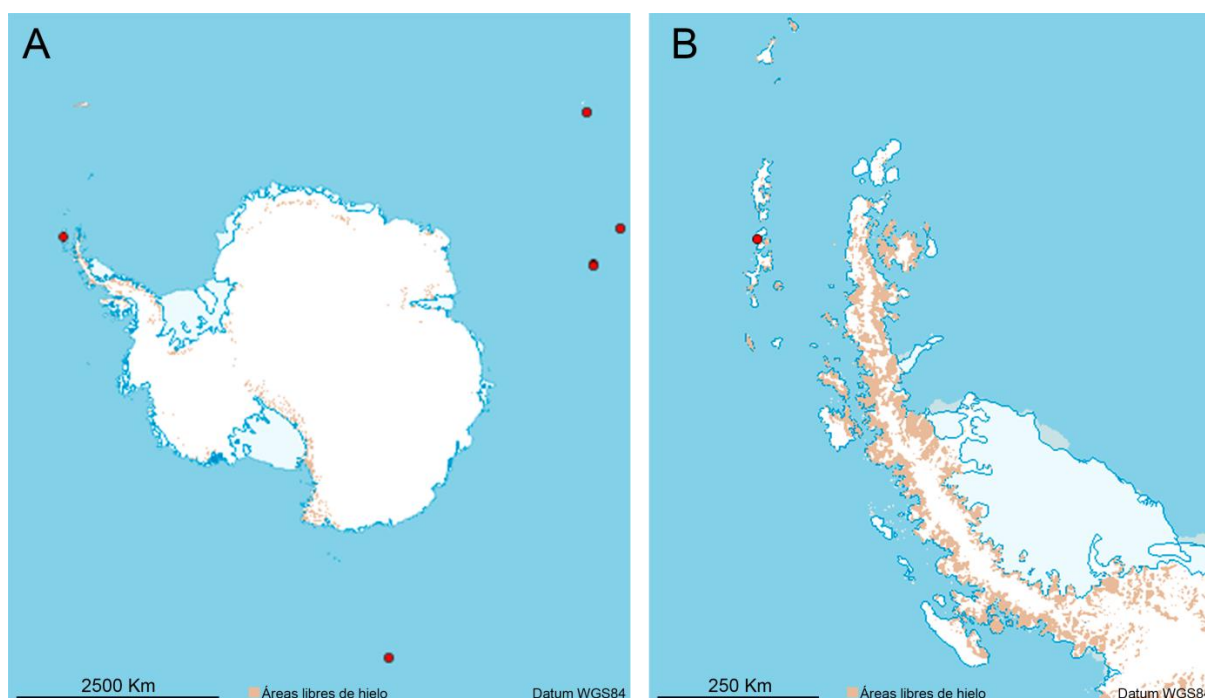


Figura 6.11. Distribución de *F. bispinosa* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

Friesea grisea (Schäffer, 1891)

Schäffer en 1891 describe *Tullbergia grisea*, idéntica a *Achorutoides antarcticus* que WILLEM en 1901 describe en la Isla de Harry, en el estrecho de Gerlache. Posteriormente WAHLGREN (1906) estableció la sinonimia con *F. grisea*, basándose en la morfología del aparato bucal y de la furca (GREENSLADE, 2010).

DIAGNOSIS

La longitud de los ejemplares de *F. grisea* llega a ser de 1,8 mm. La coloración del cuerpo es azul claro a oscuro. En la cabeza tiene ocho ocelos a cada lado (Figura 6.12.A). Presenta entre tres y ocho pelos tibiotarsales en la pata, más largos que la uña, sin embargo se constata que en la mayoría de los ejemplares, dichos pelos están ausentes debido a que tienden a perderse por efecto de abrasión con el medio en el desplazamiento. De esta manera, únicamente encontramos cuatro o cinco pelos. La uña carece de dientes en toda su extensión, y el empodio es vestigial (Figura 6.12.B).

La furca está reducida a un manubrio y dens (Figura 6.12.C). El manubrio es corto y el dens está granuloso y porta tres sedas cortas. La especie carece de mucrón (SALMON, 1962b). La abertura genital en los machos presenta ocho sedas cortas y 19 sedas irregularmente distribuidas. La abertura genital en las hembras porta dos sedas cortas y de 13 a 14 sedas más largas (GREENSLADE, 2006). SALMON (1962b) observó en el segmento abdominal VI la presencia de dos espinas anales largas y finas en los machos, mientras que en las hembras constató la presencia de cuatro espinas anales. Sin embargo,

GREENSLADE (1995) determinó la presencia de un par de espinas anales anteriores y un par de sedas espinosas posteriores en ambos sexos, tal y como se observa en los ejemplares estudiados.

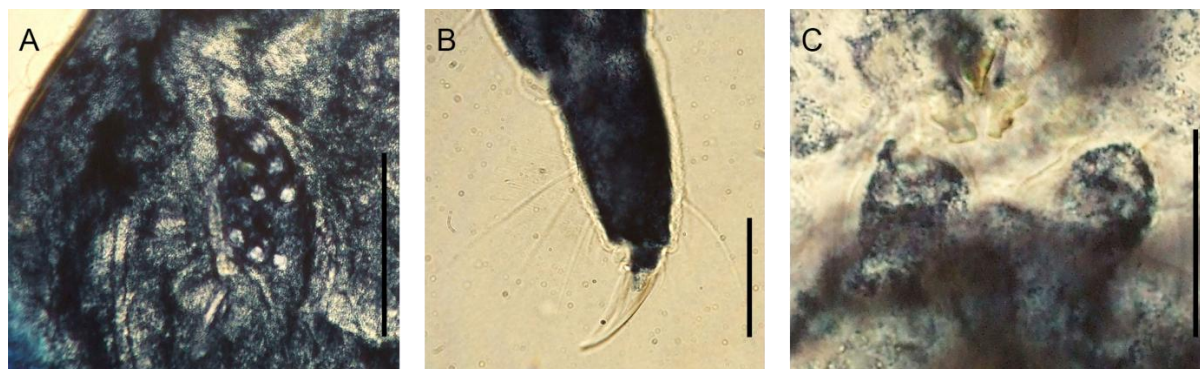


Figura 6.12. *F. grisea* 400X. **A.** Área ocular izquierda. **B.** Tibiotarso y uña de la pata III. **C.** Retináculo (arriba) y furca (debajo). Escala: A = 52 μ m; B = 26 μ m; C = 38 μ m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Es una especie distribuida en el reino Austral, en la región Antártica, tanto en la Antártida continental, como marítima e islas subantárticas (Georgia del Sur). *F. grisea* está muy extendida en toda la región Antártica, especialmente en la Península Antártica y las islas Shetland del Sur y Orcadas del Sur (Figura 6.13).

En este trabajo aparece en las campañas 2012, 2013 y 2015 en un revolcadero de elefantes marinos del sur, en senderos, en suelo ornitogénico, en zonas con presencia de musgos, *Colobanthus* sp., y en laderas, en Punta Cierva y en las islas Cuverville, Barrientos, Livingston y Decepción.

APUNTES ECOLÓGICOS

En la Antártida se encuentra en musgos, algas y líquenes. Además, encontramos esta especie en nidos de petreles, gaviotas y págalos, en roquerías de pingüino Adelia, y bajo las piedras (WISE, 1971). Para este estudio, la especie se correlaciona de forma positiva con la pendiente, lo cual es consistente con los ambientes en los cuales está presente. Así, aparece en terrazas y laderas con vegetación, y es especialmente común (mayores densidades poblacionales) en ambientes ornitogénicos, que se sitúan en zonas con gran pendiente. En esta investigación, también se constata una correlación positiva con la materia orgánica y negativa con la biomasa microbiana; *F. grisea* no es muy abundante en aquellas áreas más favorables para el establecimiento de microorganismos. La especie se correlaciona de forma negativa con la huella humana, de forma que las áreas sometidas a un fuerte impacto humano presentan una menor densidad de población. RUSSELL *et al.* (2014) encontraron gran abundancia de esta especie en zonas con vegetación, elevada humedad edáfica, texturas de tamaño medio (arenas y gravas) y suelos con buena cantidad y calidad (relación C/N) de materia orgánica. También observaron su menor presencia en suelos con pH básico.

F. grisea se considera una especie euritópica en la Antártida marítima ya que está presente en la mayoría de los microhábitats analizados, pero con densidades medias bajas.

Se constata que *F. grisea* es estenoterma en la Isla Decepción, para los muestreos realizados, localizándose en áreas con temperaturas antárticas típicas (0 a 10° C).

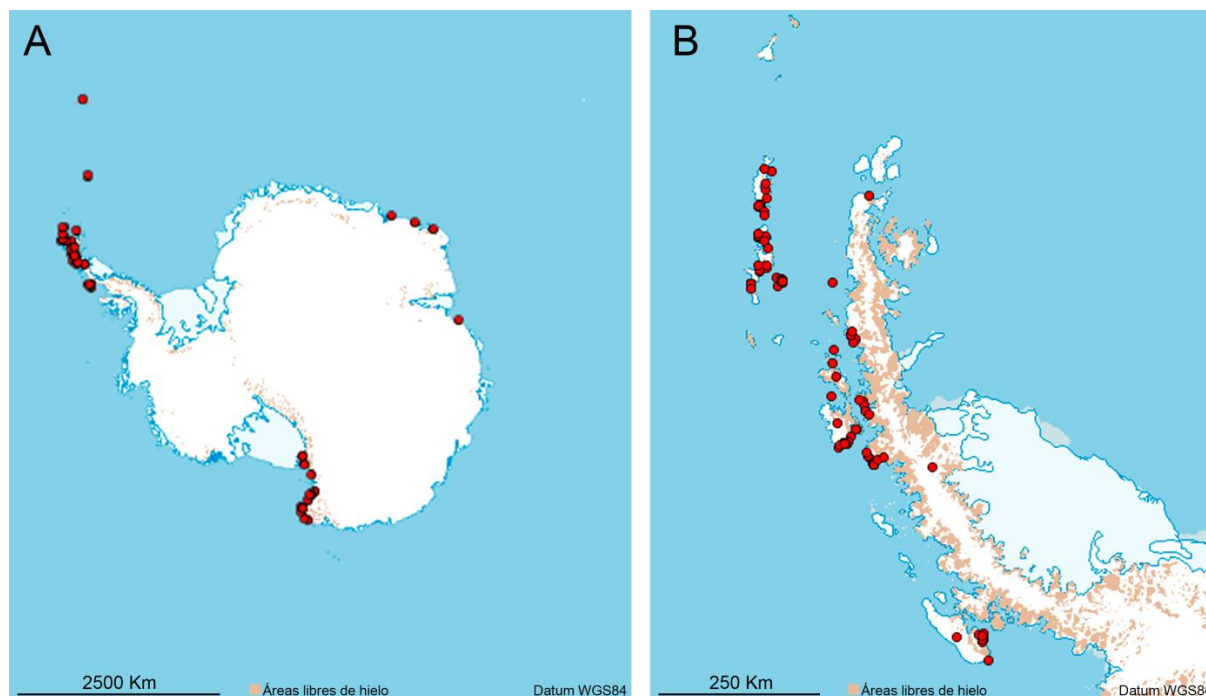


Figura 6.13. Distribución de *F. grisea* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

Friesea woyciechowskii Weiner, 1980

DIAGNOSIS

La longitud de los ejemplares de esta especie llega a ser de 1,4 mm. La coloración corporal es azul a gris claro. *F. woyciechowskii* se caracteriza por la presencia de cinco ocelos a cada lado de la cabeza, distribuyéndose tres anteriores y dos posteriores (Figura 6.14.A). Las maxilas son propias del género, con lamelas dentadas (Figura 6.14.B).

Esta especie presenta un pelo tibiotarsal en la parte posterior de la pata III. En la parte distal de las patas, se encuentran las uñas, que carecen de dientes en toda su extensión. En la base de la uña, se encuentra el empodio vestigial (Figura 6.14.C). El tubo ventral tiene 2+2 sedas distales y 2+2 basales.

El retináculo tiene 2+2 dientes. La furca está reducida a un manubrio y dens. El manubrio es ancho y el dens está formado por un par de pequeños tubérculos que portan tres sedas. El segmento abdominal VI presenta dos espinas anales (WEINER, 1980).

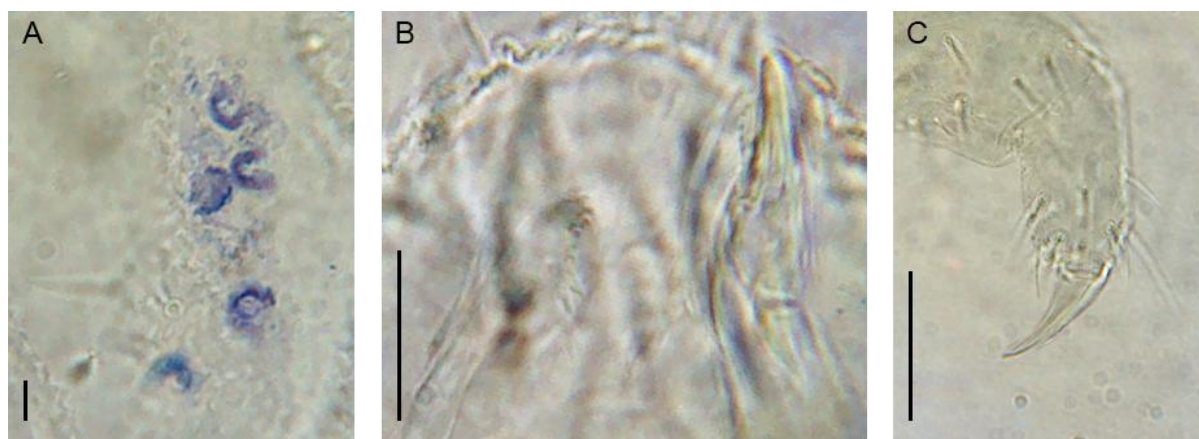


Figura 6.14. Caracteres de *F. woyciechowskii* 400X. **A.** Área ocular derecha. **B.** Aspecto general de las piezas bucales, mostrando especialmente la maxila derecha. **C.** Detalle del pelo tibiotarsal de la pata III izquierda. Escala: A = 5 µm; B = 15 µm; C = 25 µm.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Esta especie se distribuye en el reino Austral, en las regiones Andina y Antártica. En la región Antártica se encuentra en la Antártida marítima, en concreto en las islas Shetland del Sur y Orcadas del Sur (Figura 6.15).

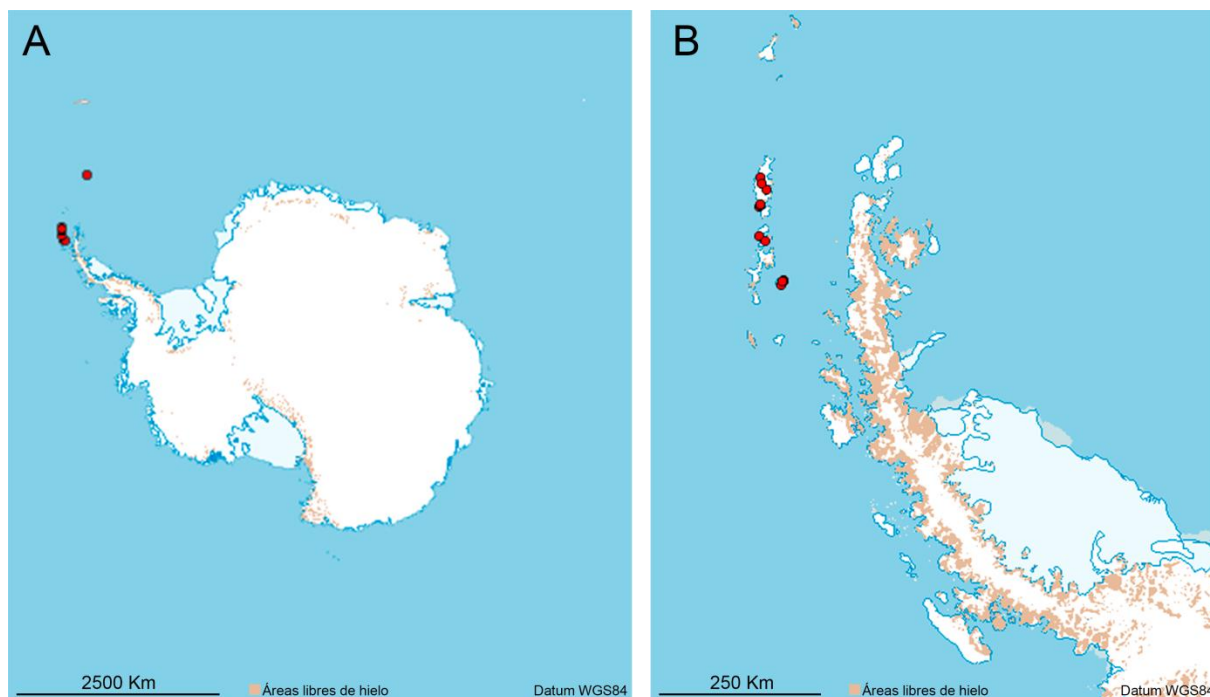


Figura 6.15. Distribución de *F. woyciechowskii* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

Para este estudio, *F. woyciechowskii* se encuentra en las campañas 2011 y 2015 en un sendero y en zonas con presencia de briófitos, en las islas Barrientos, Decepción y Greenwich.

APUNTES ECOLÓGICOS

Esta especie se observa en la superficie de agua estancada entre rocas y bajo glaciares, junto con *C. a. antarcticus* (WEINER, 1980). *F. woyciechowskii* probablemente sea endémica de áreas geotermales en la Antártida marítima (islas Shetland del Sur y Orcadas del Sur) (RUSSELL *et al.*, 2014). Para este estudio, la especie aparece en terrazas y laderas con vegetación en la Isla Decepción y en alfombras y tapetes de briófitos en la Isla Barrientos, considerándose por lo tanto una especie poco común, es decir, con presencia en un rango estrecho de microhábitats.

Se constata que *F. woyciechowskii* es estenoterma en la Isla Decepción, para los muestreos realizados, localizándose en áreas con temperaturas antárticas habituales (0 a 10° C).

Familia Onychiuridae Börner, 1901

Se caracteriza por la presencia de pseudocelos, una estructura cuticular particular que se distribuye a lo largo de todo el cuerpo. Son aberturas pequeñas, redondeadas, con un recubrimiento o "tapadera" de diferente tipo. Al incrementarse la presión interna del individuo puede proyectar fluido corporal al exterior a través de los pseudocelos, y de esta forma actuar como mecanismo de defensa.

Es característico también el órgano postantenal alargado, y en la antena es singular la presencia de un órgano sensorial en el artejo antenal III con dos o tres sensilas especializadas. Piezas bucales masticadoras formadas por maxilas y mandíbulas. Sin furca. Muchos de los géneros de esta familia presentan dos espinas anales en la región final del cuerpo. Su aspecto general es el de animales blancos, ciegos y con apéndices poco desarrollados.

La familia es eminentemente microbívora y herbívora, y presenta un régimen alimenticio muy amplio, ingiriendo microorganismos del suelo, materia vegetal en descomposición, algas o líquenes (MALCICKA *et al.*, 2017).

Deuteraphorura cebennaria (Gisin, 1956)

DIAGNOSIS

La longitud corporal de la especie llega a ser de 1,8 mm. El órgano sensorial del segmento antenal III tiene dos sensilas curvadas una contra la otra. *D. cebennaria* presenta sedas cortas en el cuerpo, y macrosedas bien desarrolladas en la parte distal del abdomen (Figura 6.16.A). La especie presenta unos pseudocelos característicos en número y morfología (Figura 6.16.A). La fórmula de los pseudocelos dorsales es: 32/133/33354. Es importante destacar que los machos únicamente tienen 4 pseudocelos en un lado del segmento abdominal V. La fórmula de los pseudocelos ventrales es:

3/011/3212. La especie tiene 2 pseudocelos en la región basal de la coxa de cada pata. Además, es característica la presencia de un par de parapseudocelos en posición medial en el segmento abdominal III. El órgano postantenal está formado por 13 a 17 vesículas complejas.

Las uñas carecen de dientes internos y muestran un empodio muy apuntado en la región distal (Figura 6.16.B). El tubo ventral tiene 6+6 sedas. (GISIN, 1956, 1960; GREENSLADE *et al.*, 2012).



Figura 6.16. *D. cebennaria* 400X. **A.** Quetotaxia abdominal dorsal. Se observan las diferencias entre las sedas cortas y las macrosedas. **B.** Detalle pata III izquierda. Escala: A = 350 μ m; B = 33 μ m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Es una especie cosmopolita distribuida en la región Paleártica y Antártica (GREENSLADE *et al.*, 2012). En la región Antártica únicamente aparece en la Antártida marítima en la Isla Decepción (Figura 6.17).

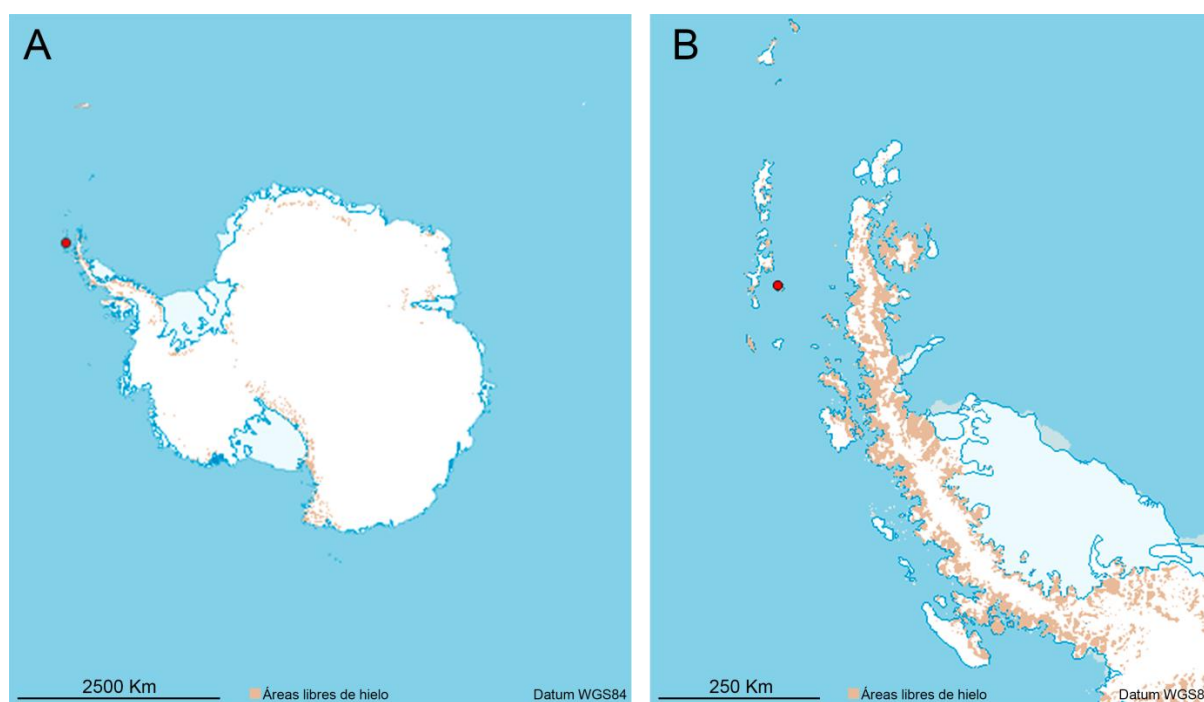


Figura 6.17. Distribución de *D. cebennaria* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

APUNTES ECOLÓGICOS

Esta especie se encuentra en materia orgánica en descomposición en bosques, compost y en los biotopos alterados de Europa. En la Antártida aparece en terrazas con alfombras de *P. alpinum* en Caleta Péndulo (Isla Decepción).

En los muestreos realizados en la Isla Decepción, se constata que *D. cebennaria* es estenoterma, localizándose en áreas con temperaturas antárticas habituales (0 a 10° C) en la isla.

Protaphorura fimata (Gisin, 1952)

DIAGNOSIS

La longitud corporal de esta especie está comprendida entre 1,2 y 1,7 mm. Presenta una fina granulación en el cuerpo. Las antenas son más cortas que la diagonal de la cabeza. El artejo antenal IV tiene dos microsensilas. El órgano sensorial del segmento antenal III tiene dos sensilas entre las que se localizan dos bastones sensoriales, todo ello protegido por cinco papilas con una seda en su base. El artejo antenal I porta 12 sedas. La fórmula de los pseudocelos dorsales es: 33/022/33333 (Figura 6.18.A). La fórmula de los pseudocelos ventrales es: 1/111/0000, siendo estos pseudocelos torácicos vestigiales. El órgano postantenal cuenta con 28 vesículas simples.

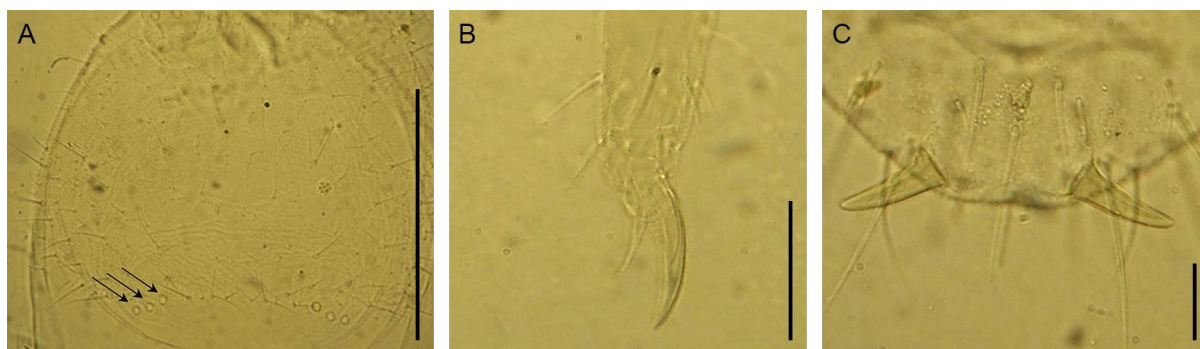


Figura 6.18. *P. fimata* 400X. **A.** Detalle de los pseudocelos de la cabeza. Las flechas indican los pseudocelos izquierdos. **B.** Tibiotarso y uña de la pata III. **C.** Espinas anales. Escala: A = 250 μ m; B = 33 μ m; C = 48 μ m.

Las uñas suelen carecer de diente interno, pero cuando está presente se localiza en la mitad del borde interno de la uña. El empodio carece de lámina basal y alcanza una longitud del 75% del borde interno de la uña (Figura 6.18.B). El tubo ventral tiene 10+10 sedas. La furca está reducida a un repliegue tegumentario impar que porta dos sedas o ninguna. El segmento abdominal VI tiene espinas anales sobre papilas poco diferenciadas. Además, en esta región encontramos dos sedas anteriores a las espinas y una seda medial impar algo más engrosadas que el resto de sedas del cuerpo (Figura 6.18.C) (GISIN, 1956; GREENSLADE & WISE, 1984; JORDANA *et al.*, 1997).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Es una especie cosmopolita distribuida en la región Paleártica, en parte de las regiones Neártica y Andeana, y en las regiones Neozelandesa y Antártica (GREENSLADE & WISE, 1984; JORDANA *et al.*, 1997; HECKMAN, 2001; GREENSLADE *et al.*, 2013). En la Antártida se localiza en las regiones subantártica (Isla Macquarie) y marítima (Isla Decepción; Islas Shetland del Sur) (Figura 6.19).

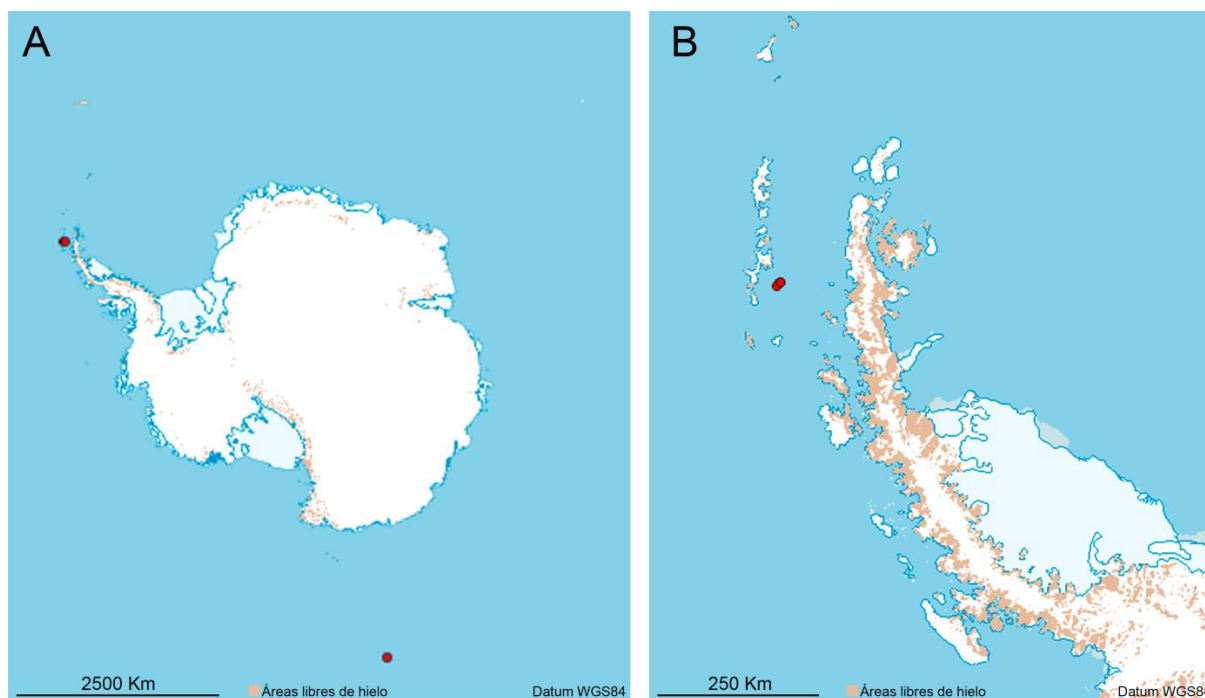


Figura 6.19. Distribución de *P. fimata* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

Para este estudio se encuentran ejemplares durante la campaña 2015, en una zona con musgos en la Isla Decepción.

APUNTES ECOLÓGICOS

En términos generales, *P. fimata* se encuentra en suelos húmedos, agrícolas, y con una elevada concentración de materia orgánica. Se ha encontrado también en humus en lumbricultura. Esta especie genera daños en raíces de plantas de pastos y cultivos de plantas leguminosas. Se pueden encontrar densidades poblacionales altas en condiciones de elevada humedad y abundante materia orgánica. Esta densidad de población puede inhibir la germinación en las semillas. *P. fimata* es una especie nitrófila, ausente en suelos pobres en nitrógeno (relación C/N > 6,5), y que por lo tanto presenta poblaciones más numerosas cuanto mayor riqueza en nitrógeno tienen los suelos (JORDANA *et al.*, 1997; GREENSLADE, 2006, 2010; GREENSLADE *et al.*, 2013).

La especie muestra una correlación positiva con la pendiente en este estudio, de ahí que sea común encontrarla en zonas con una pendiente más pronunciada, en este caso en laderas con vegetación.

P. fimata es una especie estenoterma que se localiza en las áreas de la Isla Decepción, muestreadas en este trabajo, con temperaturas antárticas habituales ($<10^{\circ}\text{C}$).

Mesaphorura macrochaeta Rusek, 1976

DIAGNOSIS

La longitud corporal de esta especie está comprendida entre 0,5 y 0,8 mm. Las antenas son más cortas que la diagonal cefálica. El órgano sensorial del segmento antenal III tiene dos sensilas curvadas una contra la otra (Figura 6.20.A). El artejo antenal II porta 11 sedas y el artejo antenal I con siete. Los pseudocelos tienen forma de estrella (Figura 6.20.B). La fórmula de los pseudocelos es 11/011/10011. El órgano postantenal es alargado y cuenta con 25 a 46 vesículas simples dispuestas en dos filas (Figura 6.20.C). La uña presenta una cresta interna y un apéndice empodial que alcanza el 30% de la longitud de la misma. El tubo ventral tiene 6+6 sedas, que se distribuyen: dos en posición basal, siendo una de ellas mayor que la otra, dos en posición medial y dos en posición distal (JORDANA *et al.*, 1997).

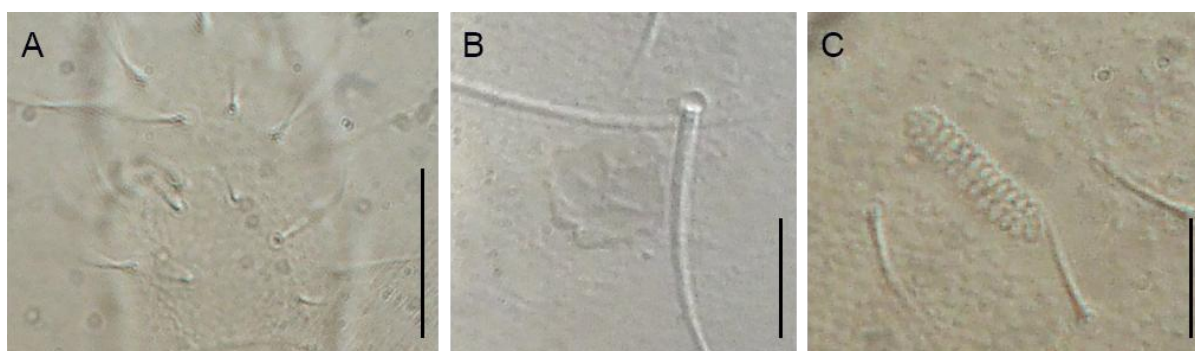


Figura 6.20. *M. macrochaeta* 1000X. **A.** Detalle del órgano sensorial del segmento antenal III. Se aprecian los dos bastones sensoriales. **B.** Pseudocelo del segmento abdominal IV. **C.** Órgano postantenal. Escala: A = 45 μm ; B = 26 μm ; C = 27 μm .

Los tres ejemplares encontrados en este estudio corresponden a individuos preadultos (LUCIÁÑEZ & SIMÓN, 1988).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Es una especie cosmopolita distribuida en la región Neártica, en gran parte de la región Paleártica (JORDANA *et al.*, 1997), la región Afrotropical y la mayoría del reino Austral, en las regiones Andina, Antártica, y Australiana (GREENSLADE, 2006). En la región Antártica se encuentra en la isla subantártica Macquarie y en la Antártida marítima en las islas Barrientos y Decepción (Figura 6.21).

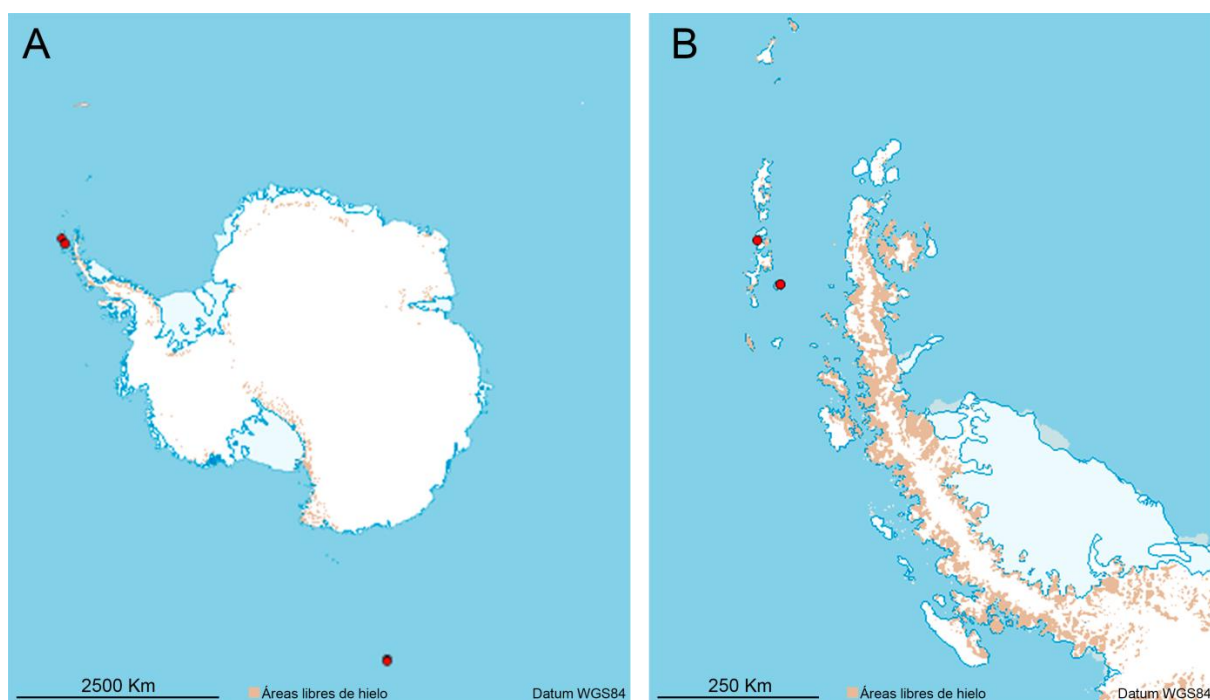


Figura 6.21. Distribución de *M. macrochaeta* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

En este trabajo aparece en las campañas 2011 y 2012 en una zona con musgos, y en una zona de revolcadero de elefantes marinos del sur, en las islas Decepción y Barrientos respectivamente.

APUNTES ECOLÓGICOS

Esta especie se encuentra en el suelo y se alimenta de algas y otros microorganismos. Es común en suelos agrícolas de Australia (GREENSLADE *et al.*, 2013). Es una especie euedáfica, por lo que no aparece en superficie. Normalmente *M. macrochaeta* se encuentra en sitios fríos, formando agregados en la capa de humus y en el horizonte de suelo superior, desde 0 a 5 cm de profundidad (GREENSLADE, 1992). Según GREENSLADE (2006), *M. macrochaeta* es una especie invasora que probablemente fue introducida en el Hemisferio Sur, y otras regiones del norte, por intervención humana mediante la importación de suelo y turba con musgo.

En este trabajo, la especie se encuentra en terrazas con vegetación en la Isla Decepción, y en un revolcadero de elefantes marinos del sur en la Isla Barrientos. Por lo tanto, se considera una especie poco común en la Antártida.

M. macrochaeta es una especie estenoterma dado que se localiza en zonas con temperaturas antárticas típicas (0 a 10° C), para los muestreos efectuados en la Isla Decepción en este estudio.

Tullbergia mixta Wahlgren, 1906

WEINER & NAJT describieron en el año 1994 una nueva especie, *Tillieria penai*, en la Isla Rey Jorge. El género *Tillieria* fue descrito por Weiner & Najt en 1991 para dos especies de Nueva Caledonia: *T. insularis* y *T. araucariensis*. Se trata de un género estrechamente emparentado con *Tullbergia* Lubbock, 1876, diferenciándose en la morfología de la vesícula apical del artejo antenal IV, la morfología del órgano sensorial del artejo antenal III, la forma y distribución de los pseudocelos, además de la diferente longitud de las espinas anales.

Debido a la variación intraespecífica en el género *Tillieria*, que señala DEHARVENG (1981), unido a la común distribución de ambos géneros, GREENSLADE en 2010 estableció la sinonimia entre *Tillieria penai* y *Tullbergia mixta* (GREENSLADE, 2010).

DIAGNOSIS

La especie tiene una longitud corporal que varía entre 1,2 y 1,5 mm. En el artejo antenal IV es característica la presencia de una pequeña vesícula apical que tiende a dividirse. El órgano sensorial del segmento antenal III tiene tres sensilas, donde las dos más externas están curvadas una contra la otra. Además, en este segmento antenal encontramos 16 sedas. El artejo antenal II porta 11 sedas. Artejo antenal I con siete sedas. Los pseudocelos muestran una característica forma circular. La fórmula de los pseudocelos es 11/001/0,10110. El órgano postantenal es alargado y tiene numerosas vesículas, aproximadamente 42 de media, dispuestas en dos filas (Figura 6.22.A). Sin embargo, este número varía considerablemente mostrando una correlación positiva con la talla y el sexo. La uña presenta un pequeño tubérculo y carece de empodio (Figura 6.22.B). El orificio genital femenino se observa en la Figura 6.22.C. La especie tiene en el segmento abdominal VI un par de espinas anales cortas y ligeramente curvadas (Figura 6.22.D) (GREENSLADE, 1995).

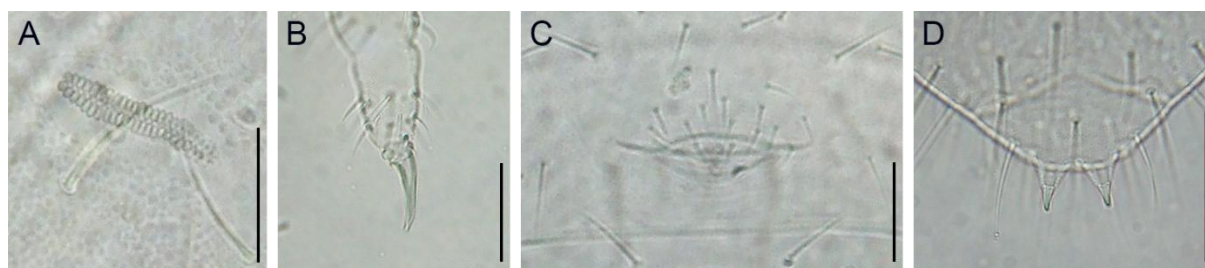


Figura 6.22. *T. mixta*. **A.** Órgano postantenal 1000X. **B.** Pata III 400X. **C.** Aparato reproductor femenino 400X. **D.** Espinas anales 400X. Escala: A = 26 µm; B = 35 µm; C = 48 µm; D = 88 µm.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Esta especie está presente en la región Antártica (WISE, 1971; GREENSLADE, 2006; RUSSELL *et al.*, 2014), tanto subantártica (Isla Macquarie) como marítima (Figura 6.23).

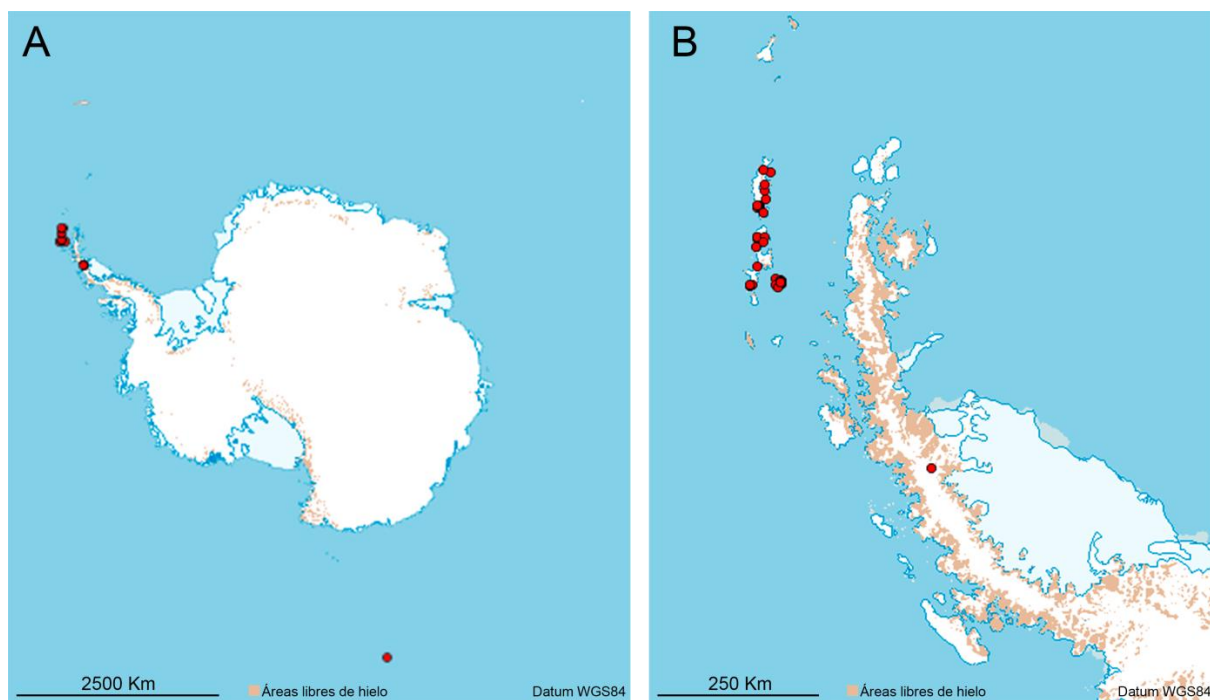


Figura 6.23. Distribución de *T. mixta* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

En este trabajo aparece en las campañas 2002, 2011, 2012, 2013 y 2015 en senderos con presencia de briófitos, revolcadero de elefantes marinos del sur, pingüineras, arroyos, ríos y lagunas permanentes de agua dulce, suelos ornitogénicos y zonas con presencia de musgos y *Colobanthus* sp., en las islas Decepción, Livingston, Barrientos y Greenwich.

APUNTES ECOLÓGICOS

En la Antártida, *T. mixta* aparece asociada a huesos de ballena, restos en la playa y en el suelo, bajo musgos y piedras. Se encuentra de forma abundante en orillas rocosas y es menos abundante en orillas arenosas (GREENSLADE, 2006). Exhibe una marcada preferencia por los hábitats con vegetación y las capas más profundas del suelo (TILBROOK, 1967a), así como por zonas con presencia de abundante materia orgánica en las que la humedad edáfica no constituye un factor limitante (RUSSELL *et al.*, 2014).

En este estudio, se obtiene que la especie se correlaciona positivamente con la pendiente, de ahí que sea común encontrarla en zonas con mayor pendiente, tales como los ambientes ornitogénicos, aunque donde mejor prolifera (mayores densidades) es en las terrazas y laderas con vegetación. Además, se correlaciona de forma positiva con suelos con presencia de carbonatos.

En los muestreos efectuados en esta investigación se observa que *T. mixta* se correlaciona de forma negativa con la temperatura, tratándose de una especie estenoterma propia de temperaturas antárticas habituales ($<10^{\circ}\text{C}$), para las localizaciones analizadas.

Familia Isotomidae Börner, 1901

Cuerpo alargado con segmentación aparente y cubierto de sedas simples o débilmente ciliadas. El segmento torácico I está reducido y sin sedas dorsales. El órgano postantenal es oval alargado, muy sencillo. Esta familia presenta los segmentos abdominales libres o unidos el IV-VI o el V-VI.

Las piezas bucales son de tipo masticador formadas por maxilas y mandíbulas. En este sentido, la dieta está ligada a sus características morfológicas con especies típicamente microbívoras y otras herbívoras (MALCICKA *et al.*, 2017).

Archisotoma brucei (Carpenter, 1907)

En el año 1877, Packard describe la especie *Isotoma besselsi* en el Ártico. Más tarde, en 1890, Moniez describe *Isotoma pulchella* en Francia. Son las primeras especies descritas que pasarán después al género *Archisotoma*. La especie *A. brucei* fue descrita como *Isotoma brucei* por Carpenter en el año 1907 (CARPENTER, 1907). El autor aporta datos e ilustraciones de las piezas bucales (mandíbulas y maxilas), que difieren de otras especies del género *Isotoma*. En el año 1971 WISE aporta ilustraciones de los ocelos y las maxilas de *A. brucei*.

Los caracteres más representativos del género *Archisotoma* son la presencia de un tegumento liso, con coloración azul claro a oscuro. Las estructuras internas y externas de la boca están muy modificadas, de modo que la cabeza de la maxila está ampliamente lamelada y ciliada, el palpo maxilar es simple, con cuatro sedas sublobulares estrechamente unidas formando un paquete, y fórmula labral 2/5,5,4 con dos filas de sedas distales desplazadas hacia la zona apical. Normalmente, presenta ocho ocelos a cada lado de la cabeza, siendo rara la condición de un número menor o de su ausencia.

Las sedas que se distribuyen sobre el cuerpo son aproximadamente del mismo tamaño con algunas macrosedas poco diferenciadas. Las sensilas son semejantes a las sedas, se encuentran en bajo número y situadas en posición medio tergal. Empodio ancho y pata III con un pelo tibiotarsal diferenciado. El tubo ventral carece del grupo posterior de sedas.

La furca está muy desarrollada, y se caracteriza porque la parte anterior del manubrio no tiene sedas, el dens es cilíndrico, sin crenulación, con muchas sedas en toda su superficie, y el mucrón termina en unos característicos dientes basales, normalmente con una seda. El segmento abdominal VI presenta unas sensilas especiales denominadas tricobotrios, cuyo número y disposición tiene valor sistemático (POTAPOV, 2001).

Según GREENSLADE (2006), se requiere una revisión del género *Archisotoma*, aunque se distingue bien de otros géneros por la presencia de: tricobotrios en los últimos segmentos abdominales V y VI,

dens cilíndrico con numerosas sedas cortas, y la presencia de un gran diente mediano y lamelas en el mucrón.

Las 19 especies del género *Archisotoma* conocidas en el mundo están ligadas a la zona intermareal, y viven en los intersticios de la película de agua, dentro de la arena, o de la grava fina, donde son muy abundantes en playas con una pendiente moderada, y cerca de rocas. En general, se encuentran en zonas con presencia de algas marinas (GREENSLADE, 2006).

En concreto, para la especie *A. brucei*, registrada en esta tesis, THIBAUD & PALACIOS-VARGAS (2001) refieren que se encuentra en revisión, aunque aportan una sinopsis de los caracteres más significativos. GREENSLADE (2006) también comenta que la especie necesita ser revisada. Por todo esto, a continuación se hace una descripción complementaria de la especie, aportando ilustraciones con datos inéditos de la disposición de los tricobotrios, de las sedas del tubo ventral, y de los orificios genitales externos masculino y femenino. Los ejemplares de *A. brucei* analizados corresponden a las islas Decepción y Barrientos.

DIAGNOSIS

La especie tiene una longitud total que alcanza los 2,3 mm. El cuerpo es de color grisáceo a morado claro con manchas de pigmento dispersas. Las antenas son tan largas como la diagonal cefálica. El artejo antenal IV porta 10 sensilas más o menos cilíndricas, difíciles de distinguir de las sedas normales, con una microsensila lateral en el órgano subapical. El artejo antenal III presenta un órgano sensorial característico formado por dos sensilas subcilíndricas, con una microsensila lateral, en algunos casos, y entre 20 y 50 sedas normales (Figura 6.24.A). El artejo antenal II tiene papilas visibles. El artejo antenal I presenta de 10 a 17 sedas en ejemplares juveniles, y 27 sedas en los individuos de mayor tamaño (THIBAUD & PALACIOS-VARGAS, 2001).

El órgano postantenal es alargado y estrecho, y está próximo a la mancha ocelar (Figura 6.24.B). La longitud del órgano postantenal es aproximadamente dos veces el diámetro de la corneola. Cada mancha ocelar consta de ocho ocelos, que se distribuyen cinco en la parte anterior y tres en la parte posterior (Figura 6.24.B).

Las piezas bucales muestran unas peculiaridades interesantes. Las mandíbulas son muy estrechas, y exhiben dos procesos apuntados muy prominentes en la parte posterior dorsal del área molar. Las maxilas difieren de otras especies del género *Archisotoma* por la forma delgada y alargada de la cabeza. La cabeza está formada por la galea, que termina en dos dientes de la misma longitud. Partiendo de la base de estos se encuentra una lamela falciforme estrecha, bordeada con pequeñas sedas, formando una especie de capuchón dentado que se denomina lamela medial interna (POINSOT,

1965), mientras que una pequeña lamela, también bordeada con pequeñas sedas, se extiende interna a la galea y se denomina lamela ventral interna (Figura 6.24.C). La lamela ventral externa se expande hacia la parte más distal de la maxila, y tiene numerosas sedas o extensiones en el borde. La lamela dorsal interna es muy amplia y porta unos dientes largos y estrechos en el borde, aproximadamente 14 (Figura 6.24.C). La lamela proximal interna está muy desarrollada y tiene numerosos dientes. *A. brucei* tiene 12 sedas prelabrales, y una fórmula de sedas en el labro de 5/5/4, con un número variable de sedas postlabiales, de 3 a 8, a menudo con asimetrías de más o menos una seda (THIBAUD & PALACIOS-VARGAS, 2001).

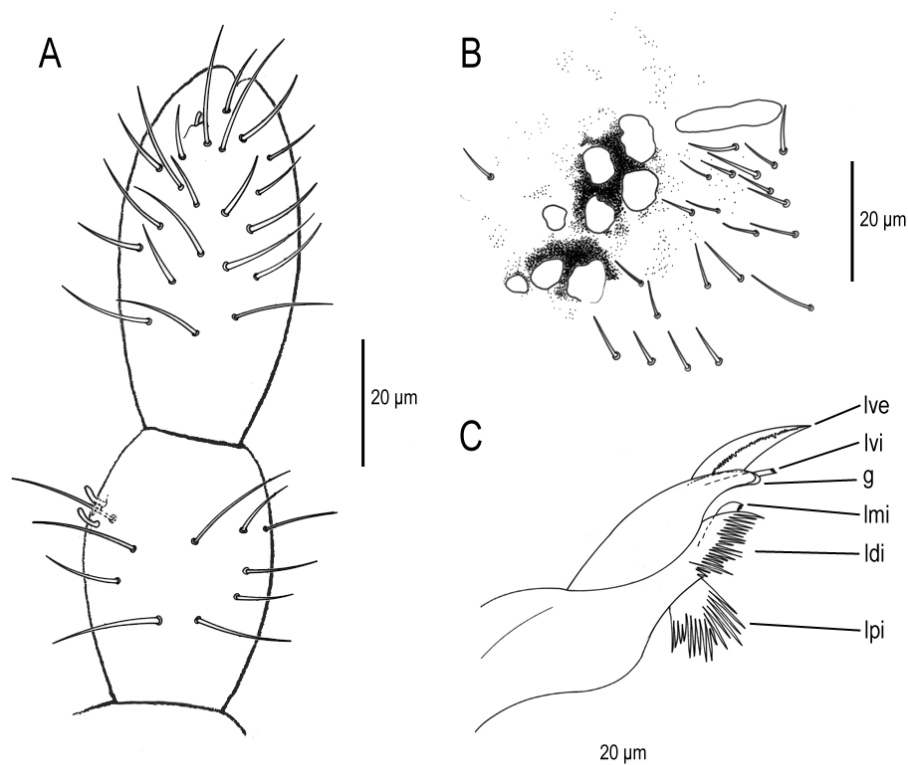


Figura 6.24. Rasgos morfológicos externos de *A. brucei*. **A.** Artejos antenales III y IV (vista dorsal). **B.** Ocelos y órgano postantenal. **C.** Maxila. Se aprecian las distintas partes que la componen: lve = lamela ventral externa, lvi = lamela ventral interna, g = galea, lmi = lamela medial interna, ldi = lamela dorsal interna y lpi = lamela proximal interna.

La pata III no tiene pelos tibiotarsales diferenciados. La uña es delgada y carece de dientes en toda su extensión. El empodio es simple y sin lámina basal. El tibiotarso III porta una espina dorsal distal (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1953; THIBAUD & PALACIOS-VARGAS, 2001). Tubo ventral con 4+4 sedas (Figura 6.25.A). En el segmento abdominal III se ubica el retináculo con 4+4 dientes y sin sedas (Figura 6.25.B).

La furca, es alargada y delgada, con un tamaño algo menor de 1/4 de la longitud total del cuerpo (Figura 6.26). El manubrio es prácticamente de la misma longitud que el dens. El manubrio presenta entre 24 y 30 sedas o más, y el dens 70 sedas o más. En algunos de los ejemplares estudiados se

observan hasta 98 sedas. Sin embargo, este número de sedas es variable debido a la variabilidad intraespecífica (THIBAUD & PALACIOS-VARGAS, 2001).

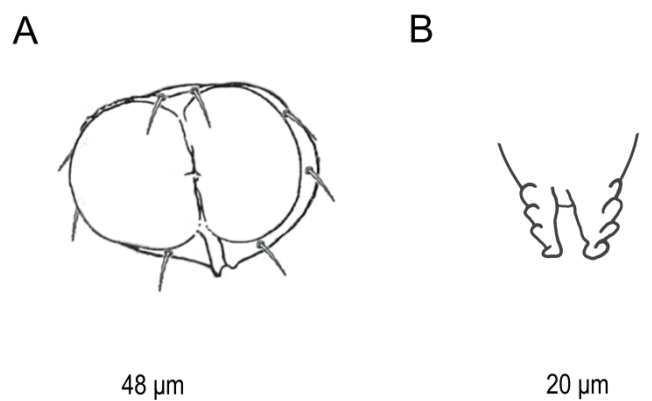


Figura 6.25. Rasgos morfológicos de *A. brucei*. **A.** Tubo ventral. **B.** Retináculo.

Además, en función del estadio de desarrollo de los ejemplares también se pueden encontrar diferencias numéricas en cuando al número de sedas de la furca (GREENSLADE & VAN KLINKEN, 1994; GREENSLADE, 2006). Así, al observar individuos juveniles se puede encontrar un número de sedas por debajo del estimado para un individuo adulto. El mucrón es corto y consta de tres dientes, dos cortos basales y uno largo terminal en medio (Figura 6.26).

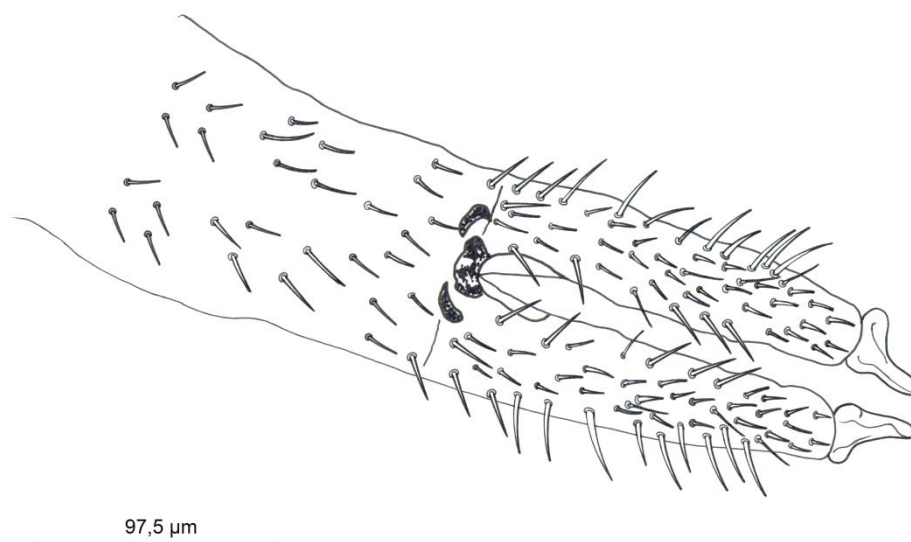


Figura 6.26. Furca de *A. brucei* en vista ventral.

Los segmentos abdominales V y VI están fusionados y presentan 3+3 tricobotrios en posición dorsal. El número de sedas que separan el par de tricobotrios anteriores y medios (ta-tm) es de 1+1 sedas cortas, y el par de tricobotrios anteriores (ta-ta) está separado por tres sedas (Figura 6.27). El cuerpo está cubierto de sedas lisas y cortas.

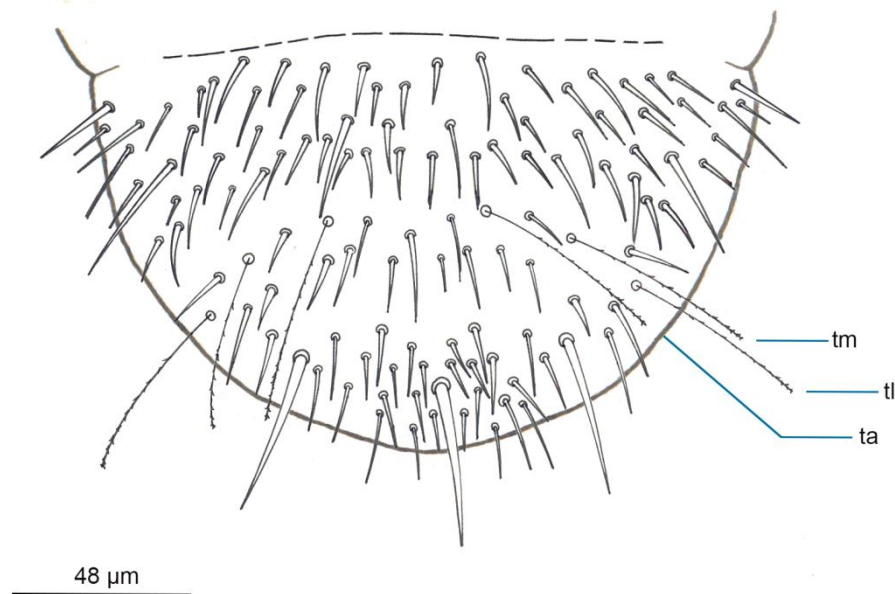


Figura 6.27. Segmento abdominal V-VI de *A. brucei* en vista dorsal. Se aprecia la presencia de los tricobotrios (ta = tricobotrio anterior, tm = tricobotrio medio, tl = tricobotrio lateral).

En el V segmento abdominal se localizan los orificios genitales. La abertura genital femenina presenta 2+2 sedas (Figura 6.28.A), mientras que el orificio genital masculino presenta 4+4 sedas circungenitales externas y 2+2 sedas circungenitales internas (Figura 6.28.B).

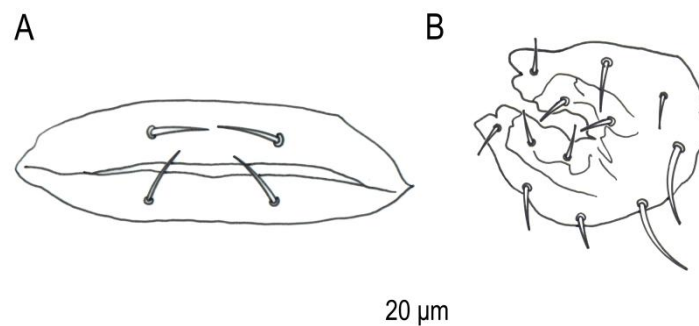


Figura 6.28. Estructura genital externa de *A. brucei*. **A.** Orificio genital femenino. **B.** Orificio genital masculino.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

A. brucei se distribuye en la región Antártica y en la región Neozelandesa (WISE, 1970a, 1971; GREENSLADE, 1995, 2010; RUSSELL *et al.*, 2014). En la región Antártica, la especie se encuentra en las islas subantárticas y en la Antártida marítima. Fundamentalmente, aparece en la Península Antártica y en las islas Shetland del Sur, Orcadas del Sur, Sandwich del Sur, Bouvet, Heard y Macquarie (Figura 6.29).

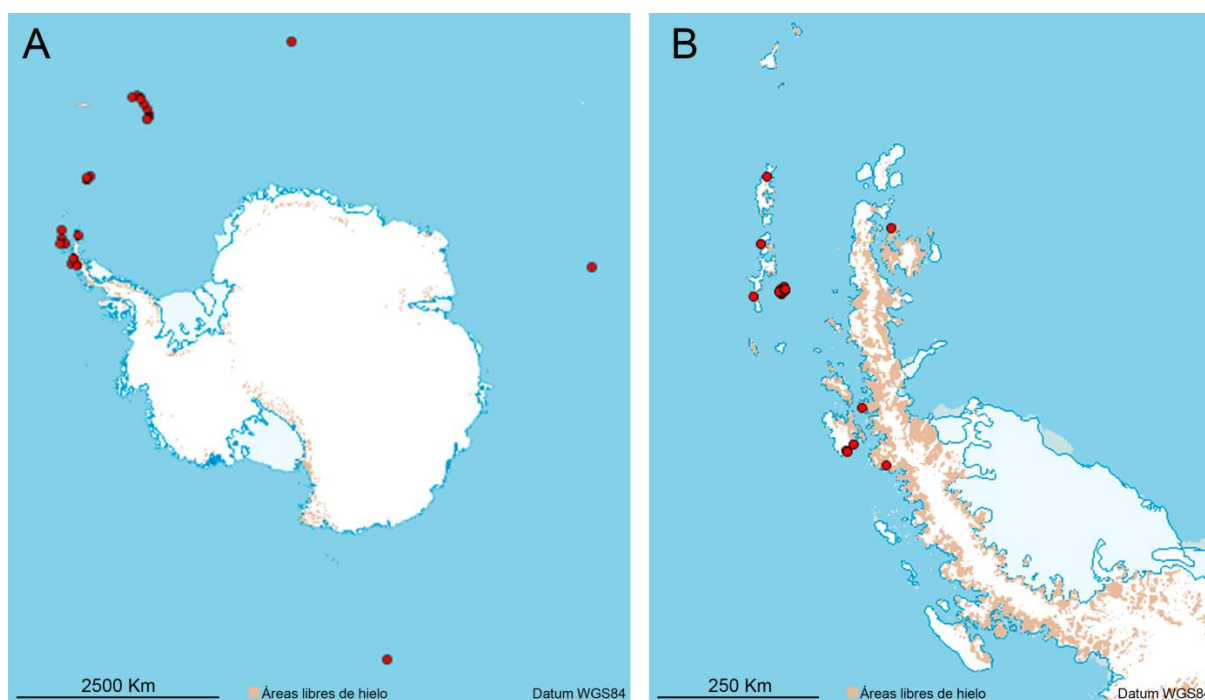


Figura 6.29. Distribución de *A. brucei* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

Para este estudio se ha encontrado en las campañas 2011, 2012, 2013 y 2015 en un sendero, en zonas de playa con elefantes marinos del sur, en playas con anomalías geotérmicas, en laderas con briófitos y en zonas con presencia de algas marinas, en las islas Barrientos, Decepción y Livingston.

APUNTES ECOLÓGICOS

En la Antártida, se considera tradicionalmente que *A. brucei* está confinada a la región costera (TILBROOK, 1967a), asociada a la zona intermareal superior, principalmente en playas rocosas (GREENSLADE & VAN KLINKEN, 1994). En las Islas Sandwich del Sur se encuentra asociada a formaciones de briófitos alrededor de fumarolas (TILBROOK, 1967b). RUSSELL *et al.* (2014) encontraron esta especie en áreas con arenas de grano medio y suelos básicos. *A. brucei* se correlaciona de forma positiva con el pH y con las arenas de grano medio, y por lo tanto se correlaciona de forma negativa con los limos y arcillas (RUSSELL *et al.*, 2014).

En este trabajo, se constata que la especie se correlaciona de forma negativa con la pendiente y la altitud, registrándose en playas con presencia de macrofauna pero mayoritariamente en terrazas con vegetación en la Isla Decepción, que son zonas situadas a baja altitud pero alejadas de la influencia marina, es decir, *A. brucei* no está tan especializada en la zona costera como se pensaba (GREENSLADE & VAN KLINKEN, 1994; THIBAUD, 2007).

En los muestreos realizados para esta tesis en la Isla Decepción, la especie se considera intermedia, en cuanto a la temperatura se refiere, con presencias hasta los 40° C, pero por debajo de 10° C esta especie está presente con altas densidades de población.

Cryptopygus antarcticus antarcticus Willem, 1902

En el año 1907, CARPENTER describe la especie *Cryptopygus crassus* en las Islas Orcadas del Sur. El autor distinguió *C. crassus* de *C. a. antarcticus* en base a la presencia de seis ocelos a cada lado de la cabeza en *C. crassus* frente a 7+7 en *C. a. antarcticus*. Posteriormente, Folsom estableció la sinonimia entre las dos especies (EWING, 1922), al mostrar IVANOFF (1913) que *C. a. antarcticus* tiene 6+6 ocelos y no 7+7 ocelos como figura en la descripción original (GREENSLADE, 2010).

YUE & TAMURA (2001), describieron la nueva especie *Cryptopygus nanjiensis*, caracterizándola por la ausencia de ocelos, tubo ventral con 3+3 sedas distales y 4+4 sedas basales, y 1, 2, 2 sedas tibiotarsales en las patas I, II y III respectivamente. Estos caracteres, excepto el número de ocelos, coinciden con los rasgos de *C. a. antarcticus*. Por esto, GREENSLADE (2010) considera que como consecuencia de la elevada pigmentación de los ejemplares el autor no fue capaz de detectar los ocelos en *C. nanjiensis*, y debido a su morfología y distribución se establece la sinonimia con *C. a. antarcticus* (GREENSLADE, 2010).

La localidad tipo para *C. a. antarcticus* es el Estrecho de Gerlache (Península Antártica). La diagnosis más reciente del género *Cryptopygus* corresponde a RUSEK (2002). Actualmente, se considera que el género *Cryptopygus* está restringido al hemisferio sur (GREENSLADE, 2015).

DIAGNOSIS

Esta especie tiene una longitud de 1,4 a 2 mm. El cuerpo está fuertemente pigmentado y presenta una coloración azul oscuro a negro. Las antenas son tan largas como la diagonal cefálica. Tiene seis ocelos a cada lado de la cabeza, y se distribuyen tres a tres, es decir, tres anteriores y tres posteriores (Figura 6.30.A). La especie se caracteriza por la presencia de un palpo maxilar bifurcado.

Es característica la presencia de 21, 21 y 27 sedas en los tibiotarsos de las patas I, II y III respectivamente. La uña presenta dos dientes laterales externos y carece de dientes internos. El empodio presenta una lamela interna.

El retináculo tiene 3+3 dientes y una seda en la base (Figura 6.30.B). La furca presenta el dens aproximadamente de la misma longitud que el manubrio. El manubrio tiene 1+1 sedas. El dens se caracteriza por la presencia de 5+5 sedas anteriores y 4+4 posteriores. El mucrón tiene 2+2 dientes (Figura 6.30.C) (WISE, 1967; GREENSLADE, 1995). Los segmentos abdominales V y VI están fusionados dorsalmente.

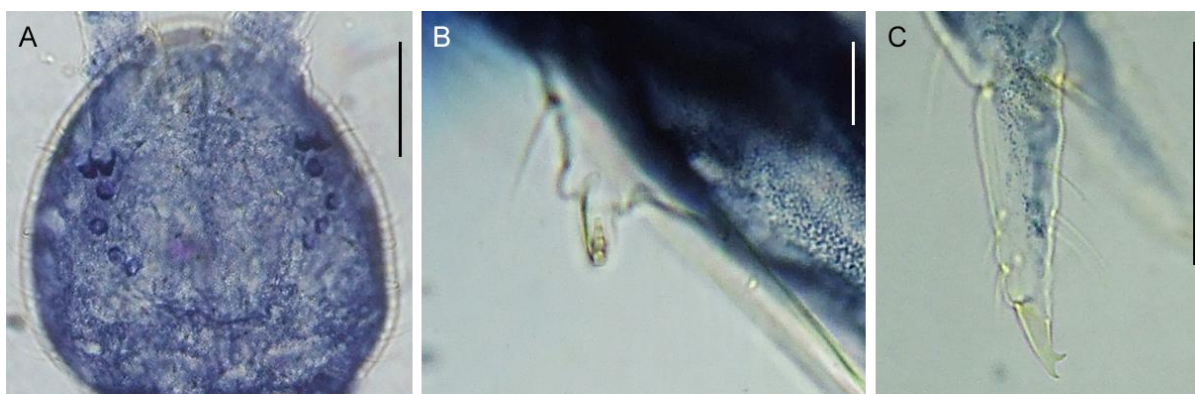


Figura 6.30. *C. a. antarcticus* 400X. **A.** Ocelos. **B.** Retináculo. **C.** Furca. Escala: A = 64 μ m; B = 32 μ m; C = 52 μ m.

Según GREENSLADE (2015), hay una serie de caracteres que son variables, ya que la especie también puede presentar 8+8 ocelos, 4+4 dientes en el retináculo y 3 dientes en el mucrón. Los individuos identificados en este trabajo coinciden con los caracteres anteriormente descritos.

Al analizar gran número de ejemplares, se constata una variación en la longitud del segmento abdominal VI en las hembras, muy ancho en algunos individuos. Esta diferencia en los rasgos de los ejemplares observados, podrían coincidir con variaciones debidas a procesos de polimorfismo del tipo epitoquia (GREENSLADE & POTAPOV, 2012). Además, se observó una elevada proporción de formas juveniles y de hembras, lo que es indicativo de una elevada tasa reproductora en las localidades analizadas.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

C. a. antarcticus se encuentra en parte de la región Neártica, en concreto en la subregión Madreana, en parte de la región Neotropical, y la mayoría del reino Austral, en las regiones Andina, Antártica, Australiana y Neozelandesa (WISE, 1970a, 1971; GREENSLADE, 1995, 2010; HECKMAN, 2001; RUSSELL *et al.*, 2014).

En la región subantártica, la especie se encuentra en las islas Georgia del Sur, Príncipe Eduardo, Marion, Kerguelen, Heard y Macquarie (Figura 6.31).

En la Antártida marítima, *C. a. antarcticus* se encuentra en las islas Shetland del Sur, Sandwich del Sur, Bouvet y en la mayoría de la Península Antártica (Figura 6.31).

En la Antártida continental, aparece algún registro aislado en la Tierra de la Reina Maud y en la Tierra de Victoria del Norte (Figura 6.31).

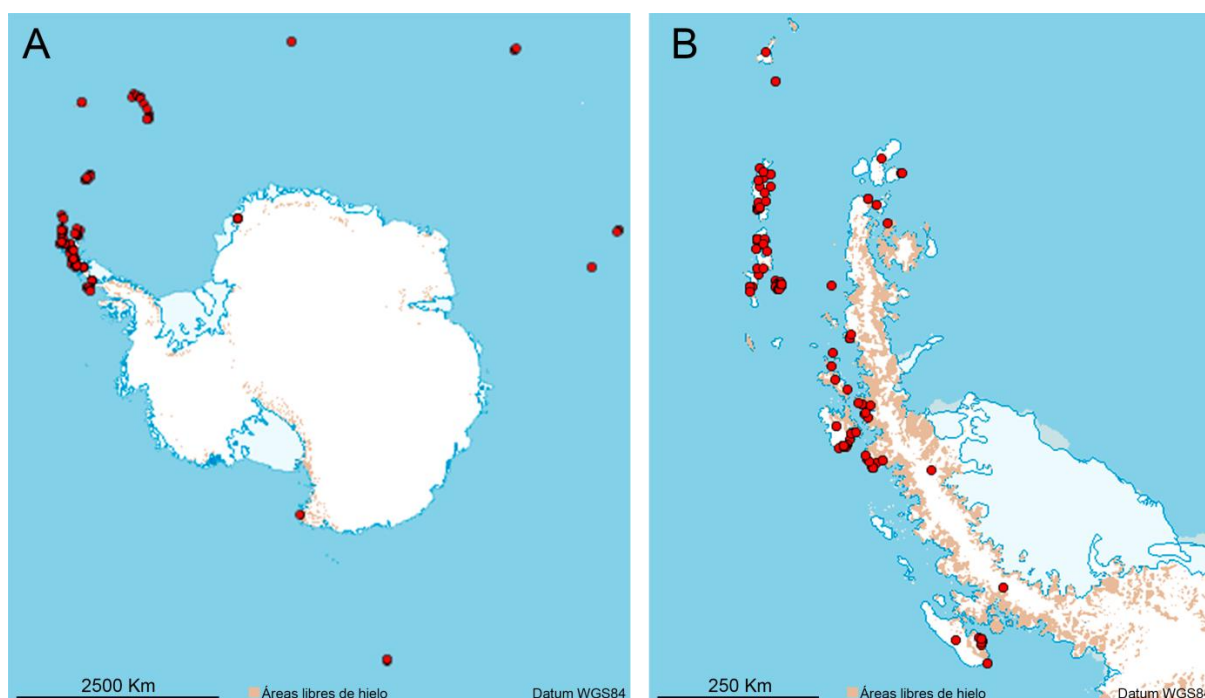


Figura 6.31. Distribución de *C. a. antarcticus* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

En este trabajo, *C. a. antarcticus* se ha encontrado en las ocho campañas efectuadas (2002, 2003, 2007, 2009, 2011, 2012, 2013 y 2015) en senderos con y sin presencia de briófitos en las inmediaciones, en un revolcadero de elefantes marinos del sur, suelo ornitogénico, suelo sin vegetación, en zona intermareal, playas, anomalías geotérmicas en laderas, arroyos y lagunas permanentes de agua dulce, y zonas con presencia de musgos, en Punta Cierva y en las islas Livingston, Barrientos, Decepción, Greenwich y Cuverville.

APUNTES ECOLÓGICOS

La especie es euritópica e hidrófila (BULAVINTSEV, 1990). En la Antártida aparece asociada a musgos y piedras, huesos de ballenas en Isla Decepción (WISE, 1971), en zonas con abundante materia orgánica (RUSSELL *et al.*, 2014), en playas, y en el suelo, especialmente en aquellos dominados por texturas arenosas, bajo musgos, piedras y grietas de rocas. Presente en nidos de gaviotas, y en todos los ambientes, incluso los salinos, pero prefiere los pantanosos (DEHARVENG & TRAVÉ, 1981). Es muy abundante en hábitats dominados por *C. quitensis* y *P. alpinum* (TILBROOK, 1967a). En la Antártida, los suelos ácidos son más favorables para la especie que los básicos (RUSSELL *et al.*, 2014).

Para este estudio, se constata que *C. a. antarcticus* presenta una correlación positiva con la pendiente y la altitud, es decir, las mayores densidades poblacionales para esta especie se registran en áreas con mayor pendiente y altitud. Estas áreas coinciden con las zonas más variadas en microhábitats, de ahí que la especie está presente en gran variedad de ambientes, considerándose euritópica, excepto en aquellos sometidos a una gran presión antrópica. *C. a. antarcticus* prospera

especialmente bien en fisuras geotermales en laderas de Isla Decepción y en suelos ornitogénicos, en los cuales la actividad de la enzima ureasa es elevada, enzima con la cual se correlaciona de forma positiva. Finalmente, la especie se correlaciona de forma negativa con la conductividad eléctrica y con la biodisponibilidad de fósforo.

De los resultados obtenidos en la presente investigación y de la distribución observada para *C. a. antarcticus*, se deduce que esta especie es euriterma, es decir, está presente en un amplio abanico de temperaturas en la Antártida (desde 0° C hasta por encima de 40° C), con un óptimo de temperatura comprendido entre los 20 a 40° C. Otros autores han encontrado *C. a. antarcticus* en áreas geotermales, en concreto en Bahía Fumarolas (Isla Decepción) y en las Islas Sandwich del Sur (CONVEY *et al.*, 2000; DOWNIE *et al.*, 2000).

Cryptopygus badasa Greenslade, 1995

DIAGNOSIS

Los ejemplares de esta especie miden entre 0,55 y 0,63 mm. El cuerpo presenta una coloración gris pálido a morado claro. *C. badasa* tiene cinco ocelos a cada lado de la cabeza, distribuyéndose tres anteriores y dos posteriores (Figura 6.32.A). El órgano postantenal se sitúa próximo a los ocelos (Figura 6.32.A). Las antenas son aproximadamente de la misma longitud que la diagonal cefálica. Los tibiotalrosos de las patas I, II y III tienen 21, 21 y 27 sedas y 1, 2 y 2 pelos tibiotalrosales respectivamente. La uña carece de dientes y el empodio presenta una lamela estrecha (Figura 6.32.B).

El retináculo tiene 4+4 dientes y porta de dos a tres sedas. La furca está bien desarrollada. El manubrio lleva dos sedas anteriores y nueve sedas posteriores. El dens es corto y fino, y se caracteriza por la presencia de 3+3 sedas anteriores y 5+5 sedas posteriores. El mucrón tiene dos dientes (Figura 6.32.C).

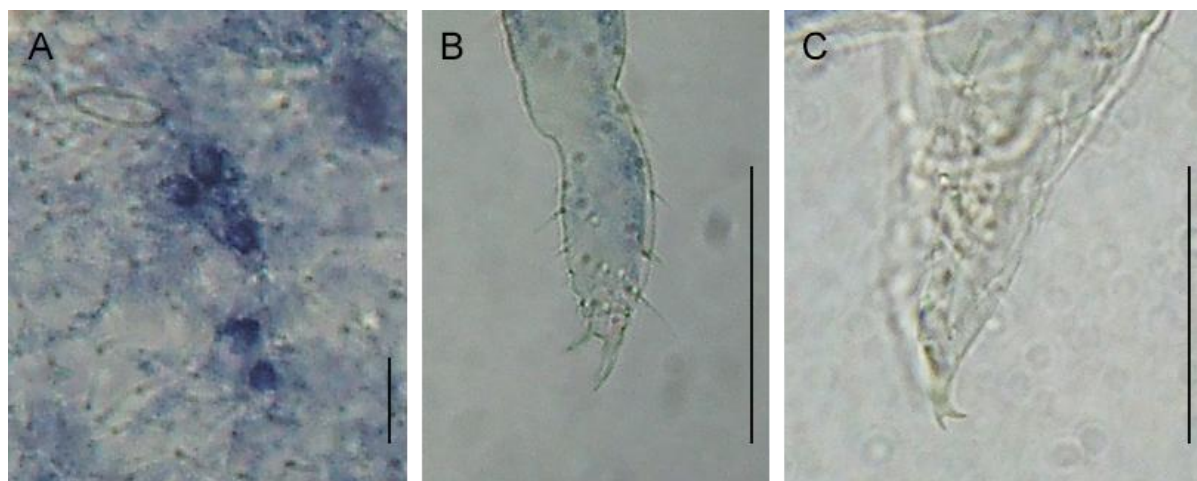


Figura 6.32. Carateres diagnósticos de *C. badasa* (vista lateral). **A.** Ocelos y órgano postantenal izquierdos 400X. **B.** Tibiotarso, uña y empodio de la pata III 400X. **C.** Furca 1000X. Escala: A = 32 µm; B = 165 µm; C = 98 µm.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

C. badasa se distribuye en la región subantártica (Georgia del Sur) y en la Antártica marítima (Figura 6.33).

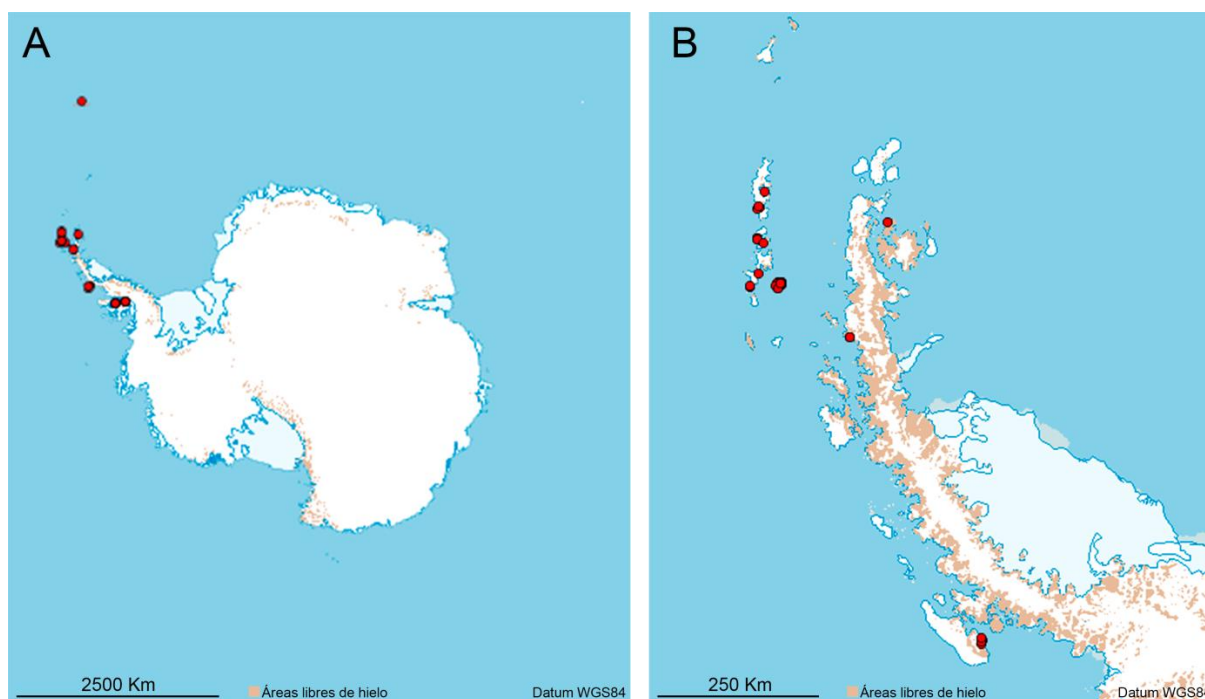


Figura 6.33. Distribución de *C. badasa* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

En este trabajo está presente en las campañas antárticas 2011, 2012, 2013 y 2015 en zonas con pingüinos y elefantes marinos, en senderos con vegetación en las inmediaciones, en playas, anomalías geotérmicas en laderas, suelo ornitogénico, suelo desnudo y zonas con presencia de musgos y *Colobanthus* sp., en Punta Cierva y en las islas Barrientos, Greenwich, Decepción y Livingston.

APUNTES ECOLÓGICOS

Esta especie aparece en la Antártida en el suelo, bajo musgos y piedras. Es favorecida por la presencia de vegetación, la humedad edáfica y la materia orgánica disponible en el suelo. En este estudio, la especie se encuentra en todos los ambientes, especialmente en las terrazas con vegetación. Por lo tanto, *C. badasa* se considera una especie euritópica. Además, se considera euriterma en la Isla Decepción, localizada en un amplio rango de temperaturas (0°C a $> 40^{\circ}\text{C}$), aunque presenta un óptimo en temperaturas antárticas típicas ($< 10^{\circ}\text{C}$).

Folsomotoma octooculata (Willem, 1901)

DIAGNOSIS

Los ejemplares de esta especie miden entre 2 y 2,5 mm. La coloración corporal es grisácea. *F. octooculata* presenta cuatro ocelos a cada lado de la cabeza en una mancha pigmentada común

(Figura 6.34.A). Las mandíbulas tienen una placa molar desarrollada y las maxilas presentan unas lamelas plumosas (Figura 6.34.B).

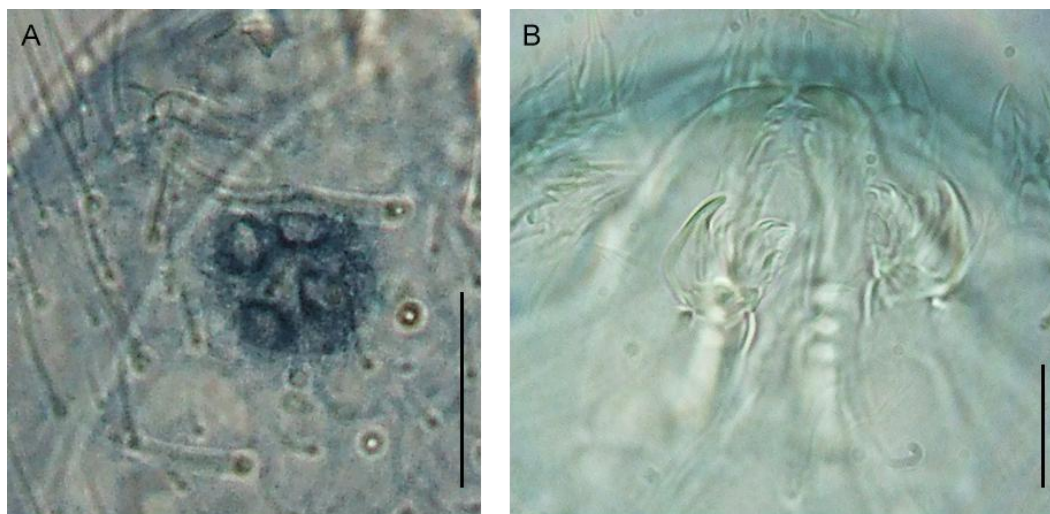


Figura 6.34. Caracteres significativos de *F. octooculata*. **A.** Ocelos y órgano postantenal izquierdos 400X. **B.** Mandíbulas y maxilas 1000X. Escala: A = 38 μ m; B = 25 μ m.

La especie presenta los segmentos abdominales V y VI fusionados. A lo largo del cuerpo se observan en posición dorsal largas sedas simples, y ciliadas en el abdomen. Esta especie carece de pelos tibiotarsales en las patas. La uña presenta una cresta lateral, típica en el género *Folsomotoma*, y el empodio alcanza más de la mitad de la longitud de la uña (Figura 6.35.A). El retináculo tiene 4+4 dientes y de cinco a siete sedas (Figura 6.35.B).

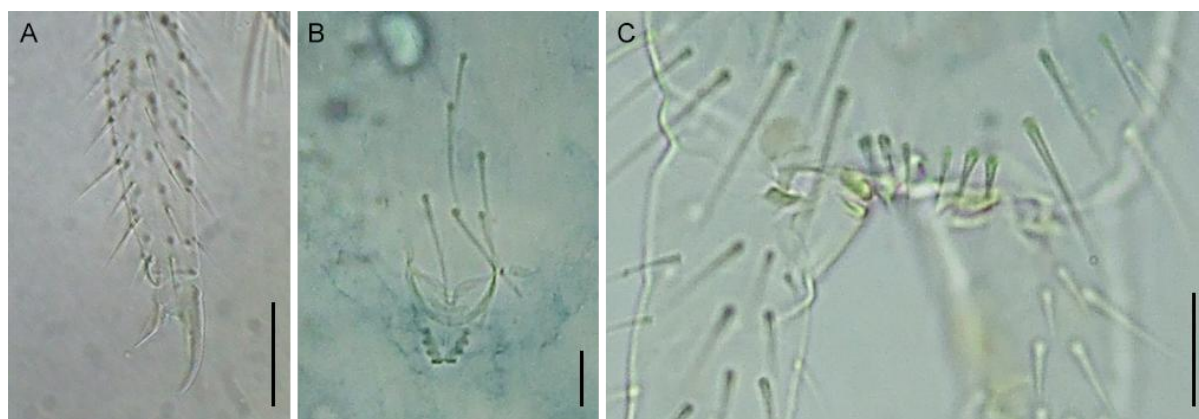


Figura 6.35. *F. octooculata* 400X. **A.** Tibiotarso, uña y empodio de la pata III en vista lateral. **B.** Retináculo en vista ventral. **C.** Sedas distales de la región anterior del manubrio. Escala: A = 61 μ m; B = 38 μ m; C = 56 μ m.

La furca de la especie está muy desarrollada, en comparación con otras especies de la familia, es larga y curvada. El manubrio presenta 3+3 sedas engrosadas en la región ventral distal, de 25 a 29 sedas simples y 1+1 sedas espinosas distalmente (Figura 6.35.C). El dens es mucho más largo que el manubrio, está crenulado y presenta sedas internas fuertemente espinosas. El mucrón tiene tres dientes.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

F. octooculata se distribuye en la zona sur de la región Andina y en la región Antártica (WISE, 1970a, 1971; GREENSLADE, 1995, 2010). En la Antártida la especie se encuentra en las islas subantárticas (Georgia del Sur, Kerguelen, Heard y Macquarie) y en la zona marítima, en la Península Antártica y en las islas Shetland del Sur y Orcadas del Sur (Figura 6.36).

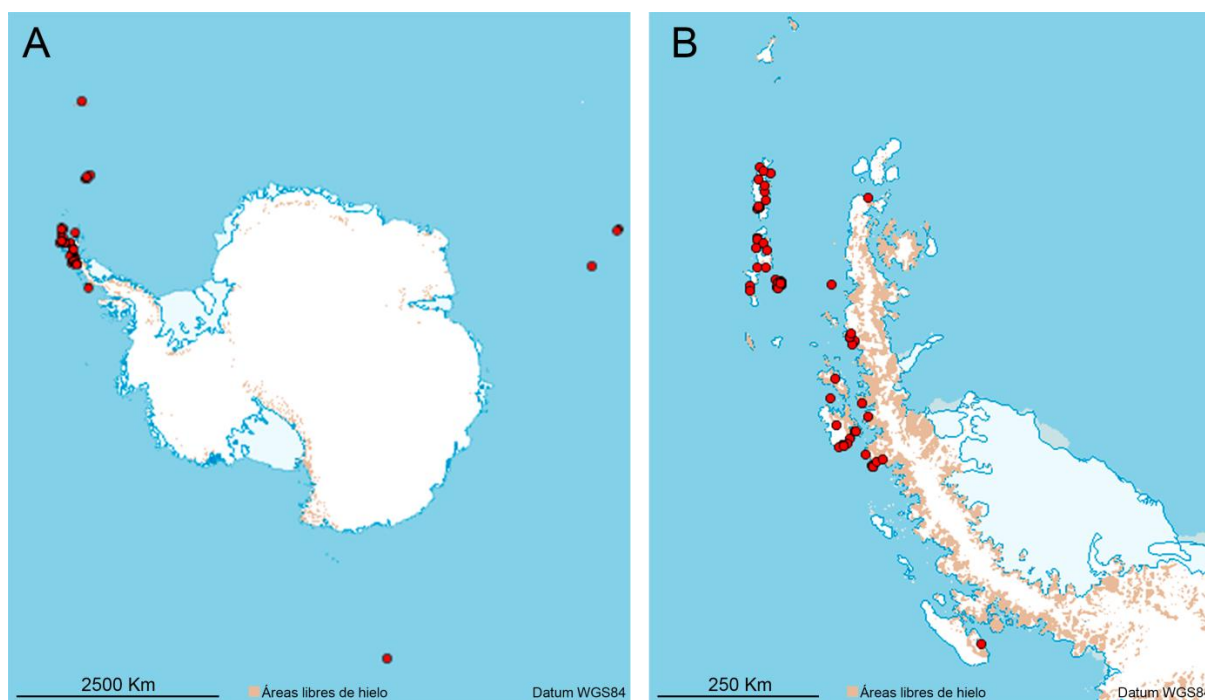


Figura 6.36. Distribución de *F. octooculata* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

En este estudio, se ha encontrado *F. octooculata* en las campañas 2011, 2012, 2013 y 2015 en zonas con elefantes marinos y pingüinos, senderos con y sin musgos en las inmediaciones, playas, arroyos, lagunas permanentes de agua dulce, anomalías geotérmicas en laderas, suelo ornitogénico, suelo desnudo y zonas con presencia de musgos y *Colobanthus* sp., en las islas Greenwich, Barrientos, Livingston, Decepción y en Punta Cierva.

APUNTES ECOLÓGICOS

En la Antártida *F. octooculata* aparece en diferentes hábitats, dominando en ambientes de roca y musgos poco densos, es decir, de textura más abierta (TILBROOK, 1967a), con buena humedad edáfica. En playas, en musgos, bajo piedras y grietas de rocas. En el suelo, bajo musgo y rocas, aunque no es abundante en sustratos edáficos de grano fino (arenas) (RUSSELL *et al.*, 2014).

Los resultados obtenidos en esta investigación indican que *F. octooculata* presenta una correlación positiva con la pendiente y la altitud. De esta manera, la especie se registra fundamentalmente en áreas con mayor pendiente y altitud, que coinciden con las zonas con microhábitats más diversos. Esto

explica que la especie esté presente en una gran variedad de ambientes, excepto en aquellos sometidos a una gran presión antrópica, prosperando especialmente bien en suelos ornitogénicos. Además, *F. octooculata* presenta una correlación negativa con el pH, de manera que se encuentra fundamentalmente en suelos ácidos. Por todo lo comentado, la especie se considera euritópica.

Para los muestreos realizados en la presente investigación en la Isla Decepción, se observa que *F. octooculata* es una especie intermedia, en términos de temperatura, dado que se localiza en temperaturas comprendidas entre los 0° C hasta los 40° C, situándose preferentemente en las áreas con temperaturas antárticas habituales (< 10° C).

***Folsomotoma punctata* (Wahlgren, 1906)**

La localidad tipo para la especie es Tierra del Fuego (DEHARVENG, 1981).

Al observar nueve ejemplares de áreas geotermales en la Isla Decepción (Monte Pond y Bahía Fumarolas), se aprecian una serie de cambios morfológicos con respecto al resto de poblaciones analizadas en este trabajo. Dichos cambios se manifiestan en: pérdida de pigmentación corporal, variación en la forma de las sedas del cuerpo y variación en la quetotaxia de la base del manubrio. La observación de estos rasgos puede inducir a confusión, clasificando erróneamente individuos de la especie *F. punctata* como *Pseudosorensia atlantica* (WISE, 1970a).

La especie *P. atlantica* presenta numerosas sedas barbiladas en el cuerpo, mientras que *F. punctata* únicamente presenta un par de macrosedas barbiladas en la parte posterior del abdomen. El resto de caracteres en los ejemplares identificados coinciden con los de *F. punctata*. Algunos individuos de los comentados, se caracterizan por la ausencia de sedas engrosadas en la base del manubrio, carácter típico del género *Folsomotoma*. Esto se puede deber a que al tratarse de estadios juveniles todavía no han podido desarrollar este carácter, o bien que al encontrarse en una zona geotermal se estén dando procesos de ciclomorfosis y/o ecomorfosis.

Por otro lado, el género *Pseudosorensia* (DE IZARRA, 1972) está próximo a *Sorensia* (SALMON, 1949a), de ahí que la especie *Pseudosorensia atlantica* se denomine *Sorensia atlantica* por WISE (1970a).

DIAGNOSIS

Los ejemplares de esta especie miden 0,8 a 1,2 mm. El cuerpo presenta una coloración blanca a gris pálido, con una característica pigmentación punteada desde la parte anterior hasta el segmento abdominal III. *F. punctata* tiene un ocelo reducido con pigmentación negra a cada lado de la cabeza. La especie presenta largas sedas simples en el cuerpo (Figura 6.37.A).



Figura 6.37. *F. punctata* 400X. **A.** Detalle de las sedas simples corporales. **B.** Retináculo en vista lateral. **C.** Base del manubrio en su región anterior. La flecha indica la ausencia de sedas engrosadas. Escala: A = 102 μ m; B = 37 μ m; C = 159.

En la parte posterior del abdomen se pueden observar la presencia de largas macrosedas barbiladas. La uña tiene un diente central y dos laterales. El tubo ventral presenta 3-5+3-5 sedas anteriores, 4+4 sedas laterales-distales y 3-5+3-5 sedas postero-basales.

El retináculo tiene 4+4 dientes y de cinco a siete sedas (Figura 6.37.B). En la base del manubrio son características las sedas engrosadas, que en algunos de los individuos analizados están ausentes (Figura 6.37.C). El manubrio porta una serie de sedas más fuertes que el resto. El dens es más largo que el manubrio. El mucrón tiene tres dientes (WAHLGREN, 1906; DEHARVENG, 1981; GREENSLADE, 2006).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La especie se distribuye en la zona sur de la región Andina y en la región Antártica (WAHLGREN, 1906; HECKMAN, 2001; GREENSLADE, 2006). En la Antártida, encontramos individuos de esta especie en las islas subantárticas (Georgia del Sur, Marion, Crozet, Kerguelen, Heard y Macquarie) y en la región marítima (Isla Decepción) (Figura 6.38).

Para este estudio aparece en la campaña 2015, en zonas con presencia de briófitos, anomalías geotérmicas en laderas, suelos ornitogénicos y suelos desnudos, en la Isla Decepción.

APUNTES ECOLÓGICOS

Esta especie se encuentra en la capa superior de los suelos y turba de varios tipos de vegetación, incluyendo *Poa* spp., briófitos y alfombras de *Azorella* sp. No se suele encontrar en playas de arena (GREENSLADE & VAN KLINKEN, 1994; GREENSLADE, 2006).

En los análisis realizados en la Isla Decepción, se obtiene que *F. punctata* se correlaciona de forma positiva con la pendiente y la altitud, encontrándose en ambientes en altura con una cierta pendiente, especialmente en laderas con fisuras geotermales. Además, se correlaciona de forma negativa con la huella humana, de manera que las áreas sometidas a un fuerte impacto humano experimentan un

descenso en la densidad poblacional. La especie se considera intermedia, en términos de temperatura, puesto que se localiza entre los 0° C y los 20° C para los muestreos realizados.

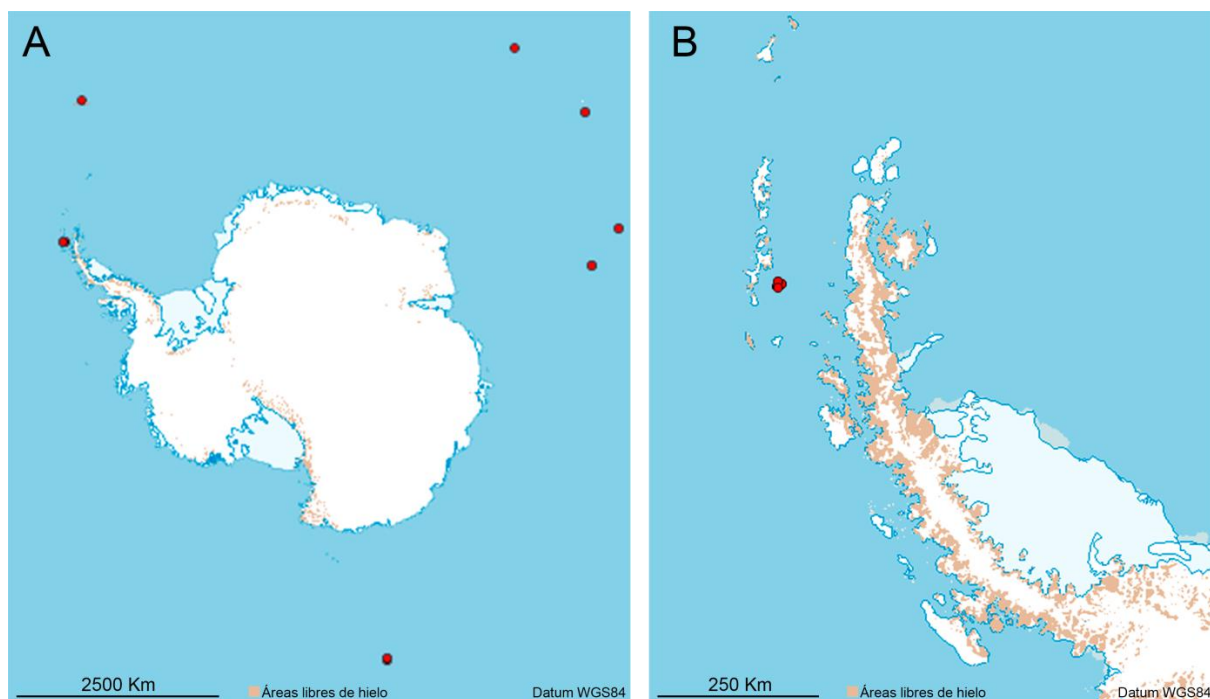


Figura 6.38. Distribución de *F. punctata* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

Mucrosomia caeca (Wahlgren, 1906)

DIAGNOSIS

Esta especie tiene una longitud corporal de hasta 1,5 mm. El cuerpo es de color blanco y se caracteriza por la ausencia de pigmentación. Además, carece de ocelos. Las sedas del labro presentan una disposición de 5/5,5,4 (Figura 6.39.A). Las sedas corporales son lisas y muy numerosas a lo largo de todo el cuerpo, con algunas sedas de mayor tamaño en la región distal del mismo. Los segmentos abdominales V y VI están fusionados en un segmento muy reducido. Carece de pelos tibiotarsales.

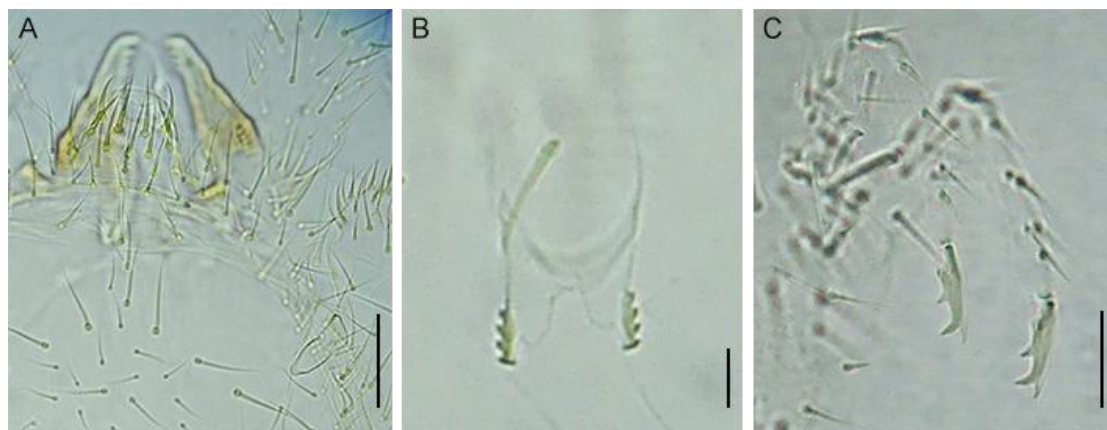


Figura 6.39. Caracteres diagnósticos de *M. caeca* 400X. **A.** Sedas del labro y órgano postantenal. Se aprecian las mandíbulas en un plano posterior. **B.** Retináculo y seda basal. **C.** Furca. Escala: A = 25 μ m; B = 10 μ m; C = 15 μ m.

El retináculo tiene 4+4 dientes y una seda basal (Figura 6.39.B). La furca de *M. caeca* es larga en comparación con otras especies del género. El manubrio es más corto que el dens, y porta un par de sedas apicales en posición anterior. El dens es largo, estrecho y crenulado. El mucrón presenta 4 dientes (Figura 6.39.C), tres dorsales más largos y uno lateral proximal más corto (WAHLGREN, 1906).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Se encuentra en la parte sudoeste de la región Neártica, en la parte noroeste de la región neotropical, en las regiones Capense, Australiana, Australotemperada, Neozelandesa y Antártica (WAHLGREN, 1906; GREENSLADE *et al.*, 2012).

En la región Antártica, la especie se encuentra en la zona subantártica (Georgia del Sur, Príncipe Eduardo, Marion, Crozet, Kerguelen, Heard y Macquarie) y en la Antártida marítima en las islas Sandwich del Sur y Shetland del Sur. En este último archipiélago se localiza en las islas Rey Jorge y Decepción (Figura 6.40).

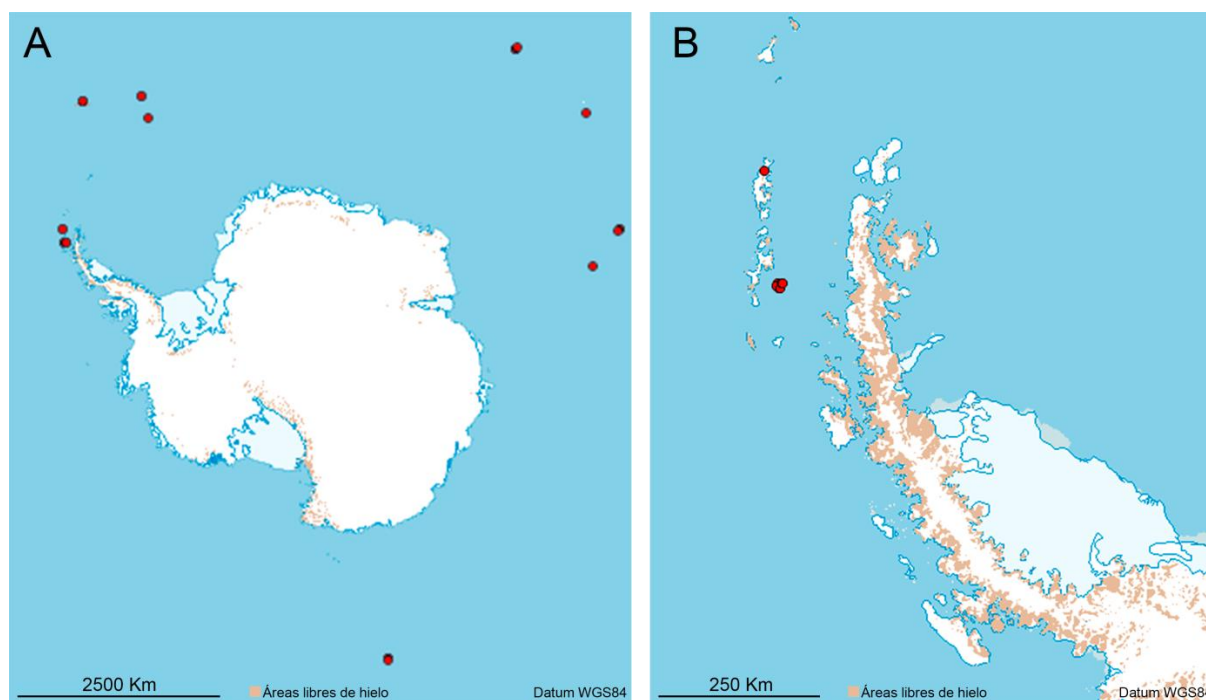


Figura 6.40. Distribución de *M. caeca* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

En este trabajo aparecen ejemplares en las campañas 2011 y 2015, en anomalías geotérmicas en laderas, playas, zonas con presencia de briófitos y suelo desnudo, en la Isla Decepción.

APUNTES ECOLÓGICOS

Para este estudio, se observa que *M. caeca* está presente en la mayoría de microambientes, especialmente en las terrazas con vegetación. La especie se considera intermedia en la Isla

Decepción, en términos de temperatura, puesto que se localiza entre los 0° C y los 20° C, con un óptimo de temperatura en los valores propios de la Antártida (< 10° C).

La especie puede prosperar en un rango de temperaturas amplio, dada su presencia en la región subantártica (Figura 6.40.A), tal y como confirman otros autores, que han encontrado *M. caeca* en áreas geotermas de las Islas Sandwich del Sur (CONVEY *et al.*, 2000).

Proisotoma minuta (Tullberg, 1871)

La localidad tipo para la especie es Suecia (DEHARVENG, 1981).

DIAGNOSIS

Los ejemplares de esta especie llegan a alcanzar una longitud corporal de 1,1 mm. La coloración del cuerpo es gris pálido a blanco. Presenta ocho ocelos a cada lado de la cabeza. El palpo maxilar es simple, con cuatro sedas sublobulares. Los segmentos abdominales IV, V y VI están separados. Las sedas del cuerpo de *P. minuta* son cortas, y es característica la presencia de 1+1 sedas en el esterno del segmento torácico III, justo en la región anterior a la inserción del tercer par de patas (Figura 6.41.A).

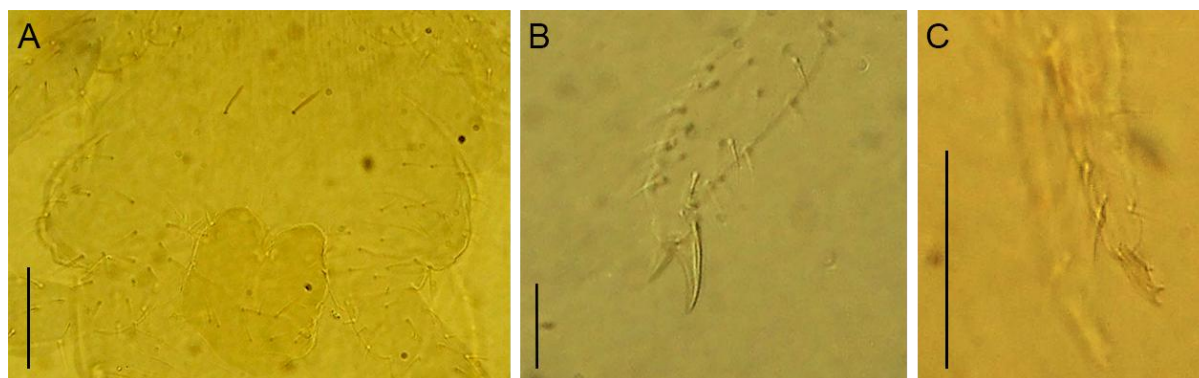


Figura 6.41. *P. minuta* 400X. **A.** Sedas del esterno del segmento torácico III y tubo ventral. **B.** Pata III. **C.** Furca. Escala: A = 79 µm; B = 25 µm; C = 62 µm.

La uña carece de dientes en toda su extensión (Figura 6.41.B). El retináculo presenta 4+4 dientes y una seda basal. El manubrio tiene 1+1 sedas en posición anterior. El dens es estrecho en toda su longitud, y se caracteriza por la presencia de 6+6 sedas en la región ventral y 6+6 sedas en la región dorsal. Estos grupos de sedas se distribuyen, una en la parte más proximal del dens, dos en la parte medial y tres en la región distal del dens, tanto en posición dorsal como en ventral. El mucrón tiene tres dientes (Figura 6.41.C) (GREENSLADE, 2006).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Esta especie está ampliamente distribuida. Se encuentra en el reino Holártico, Holotropical, excepto la región Afrotropical, y en el reino Austral (HECKMAN, 2001; GREENSLADE, 2006). En la Antártida se localiza principalmente en la región subantártica (islas Crozet y Macquarie) y marítima (Isla Decepción) (Figura 6.42).

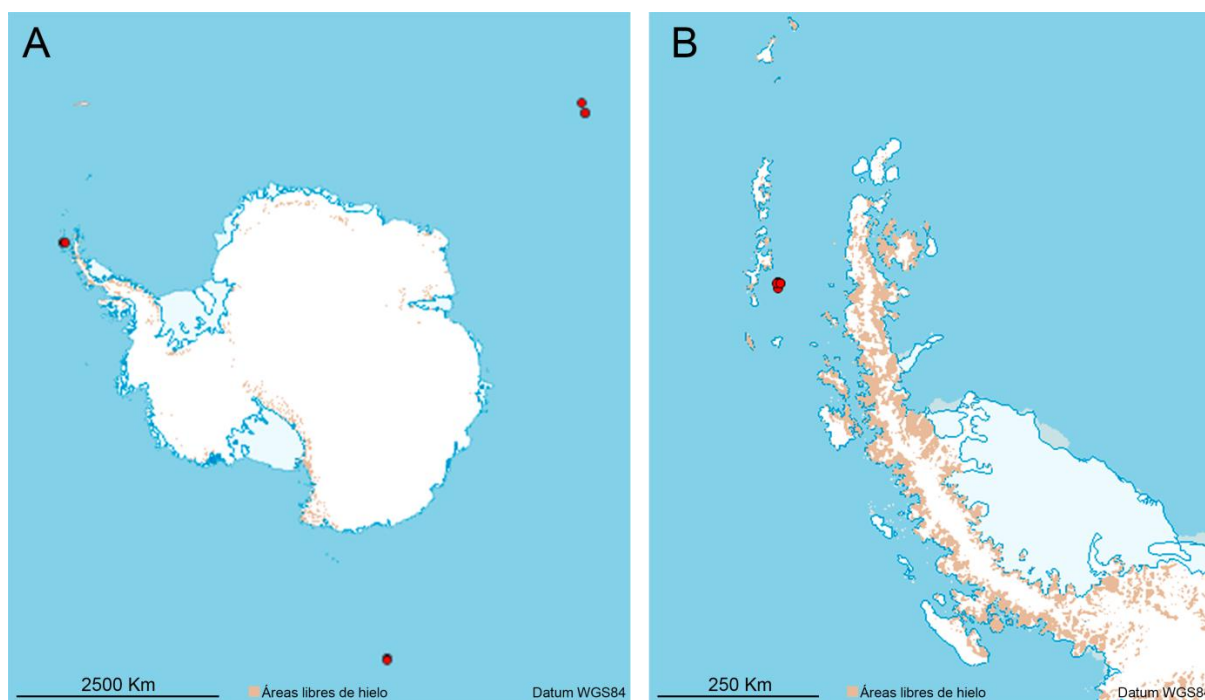


Figura 6.42. Distribución de *P. minuta* en la Antártida. **A.** Antártida continental, marítima y subantártica. **B.** Detalle de la Antártida marítima. Los puntos rojos representan la presencia de la especie.

En este trabajo se encuentra la especie en la campaña 2015, en anomalías geotérmicas en laderas y suelo desnudo, en la Isla Decepción.

APUNTES ECOLÓGICOS

Esta especie es característica de hábitats alterados por la acción del hombre, tales como el compost apilado en jardines, bordes de caminos, o suelos agrícolas. Es muy común en los estadios tempranos de maduración de un suelo, y se encuentra en elevadas densidades en acumulaciones naturales de materia orgánica, tales como madera en descomposición (POTAPOV, 2001; GREENSLADE, 2006).

En este trabajo, *P. minuta* se correlaciona de forma positiva con la pendiente y la altitud, lo que determina su distribución en microhábitats en altura, principalmente en laderas con fisuras geotermiales. Además, se correlaciona de forma negativa con la huella humana, de manera que las poblaciones disminuyen en los ambientes más degradados como consecuencia de la acción antrópica.

P. minuta es una especie termófila (POTAPOV, 2001). Esto es consistente con los resultados obtenidos en este estudio donde la especie se considera intermedia para sus poblaciones de la Isla

Decepción, en términos de temperatura, debido a que se localiza entre los 0° C y los 40° C, con un óptimo de temperatura en valores considerados calientes (20 a 40° C).

P. minuta se considera cosmopolita, debido a sus preferencias ecológicas, lo cual propicia que sea una especie propensa a la introducción en determinadas áreas. En este sentido, es muy tolerante a las condiciones desfavorables (ПОТАПОВ, 2001).

El régimen alimenticio de la especie se basa fundamentalmente en las hifas de hongos (ПОТАПОВ, 2001).

CAPÍTULO 7

COLÉMBOLOS DE ISLA BARRIENTOS PRIMER CENSO Y EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN SU DISTRIBUCIÓN



Este capítulo muestra los resultados del primer censo de Colémbolos realizado en Isla Barrientos. Se estudian las muestras obtenidas durante tres campañas de campo, analizando la influencia de ciertos parámetros edáficos y ambientales en la distribución de las especies de Colémbolos registradas.



En este capítulo se citan por primera vez las especies de Colémbolos presentes en la Isla Barrientos (Antártida marítima), y se analizan una serie de parámetros físico-químicos, bioquímicos y microbiológicos del suelo en diferentes microhábitats seleccionados en la isla. Se ha empleado el coeficiente de correlación de Spearman para comprobar si existe correlación entre la abundancia de las especies obtenidas, la abundancia poblacional de Colémbolos, la riqueza de especies y las variables edáficas y ambientales analizadas (consultar Tablas 7.3 y 7.4 para conocer las variables analizadas). Además, se ha aplicado un Análisis de Componentes Principales para identificar las variables edáficas que resultan más explicativas a la hora de analizar la riqueza y la abundancia de los Colémbolos.

Este estudio se llevó a cabo en tres fases (Figura 7.1), un primer muestreo en la campaña 2011 (sitios 11-01 a 11-06), una segunda visita en la campaña 2012 (sitios 12-01 a 12-11) y un tercer muestreo más ambicioso en el año 2013 (sitios 13-01 a 13-39), en el que se analizan los datos físico-químicos y biológicos del suelo en 30 puntos de la isla (13-01 a 13-30).

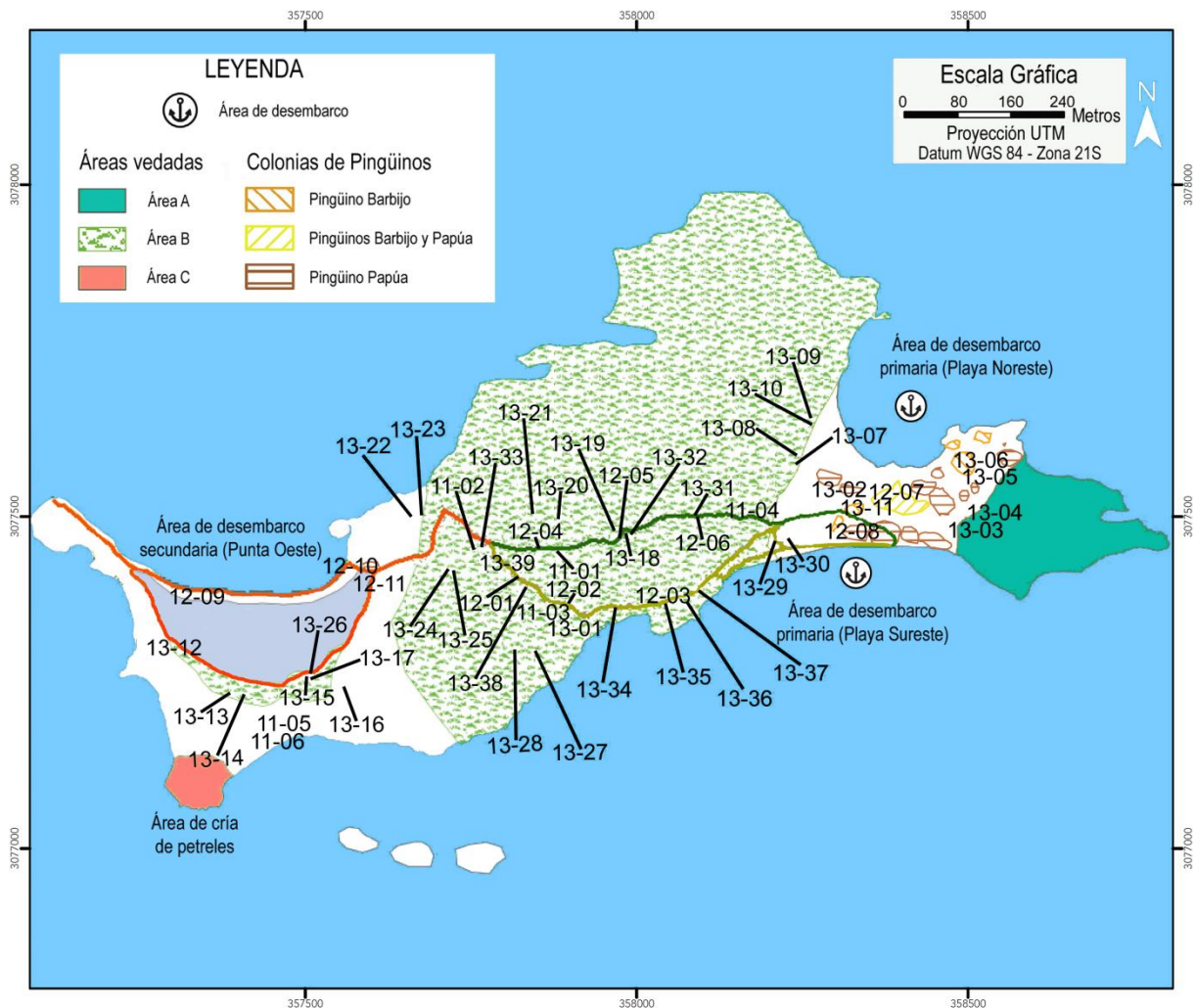


Figura 7.1. Mapa de la Isla Barrientos. Se muestran los principales senderos que recorren la isla (naranja = Ruta Punta Oeste; verde oscuro = Sendero Superior; verde claro = Sendero Inferior), y todos los puntos muestreados durante las campañas antárticas 2011 (sitios 11-01 a 11-06), 2012 (sitios 12-01 a 12-11) y 2013 (sitios 13-01 a 13-39).

En las 56 muestras destinadas a la extracción de fauna edáfica recogidas a lo largo de las tres campañas antárticas en Isla Barrientos se han obtenido un total de 8570 individuos pertenecientes a 10 especies distintas (Figura 7.2 y Tabla 5 del Anexo 1).

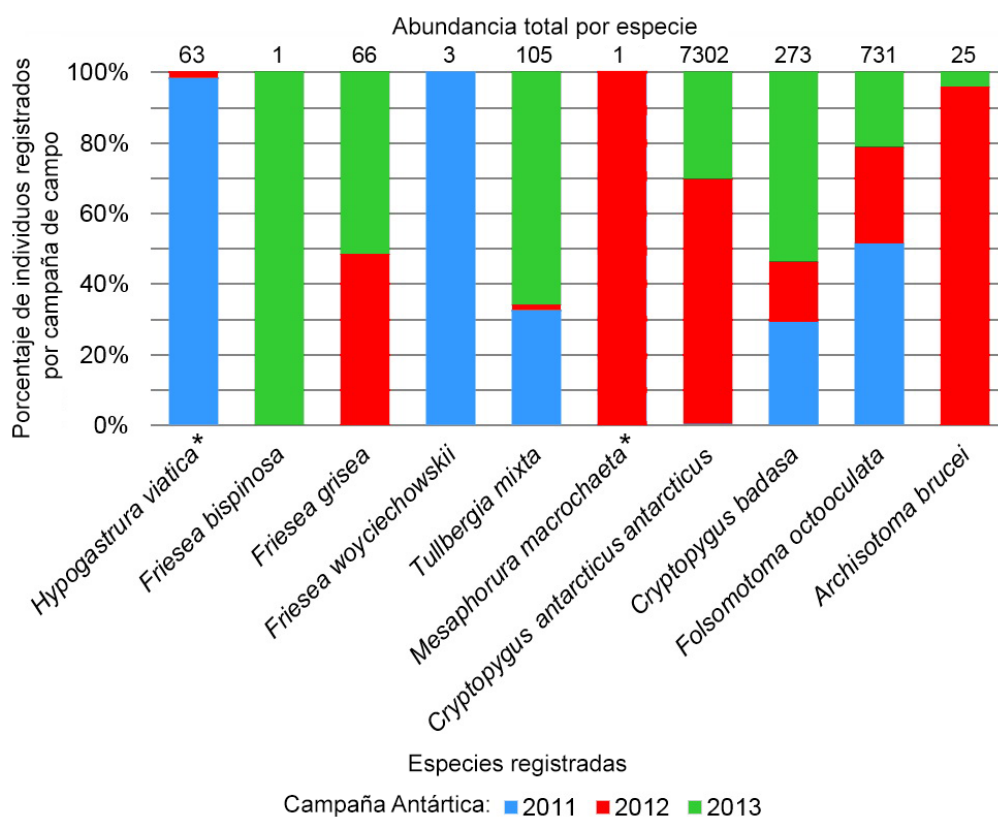


Figura 7.2. Abundancia relativa y absoluta de las especies de Colémbolos registradas por campaña de campo. *: Especies exóticas.

Algunas especies se han registrado con una presencia de individuos muy baja. En este sentido, únicamente se encuentran tres individuos de la especie *F. woyciechowskii* en un área de cojinetes de musgos gruesos durante la campaña 2011, un individuo de *M. macrochaeta* en un revolcadero de elefantes marinos del sur durante la campaña 2012, y un individuo de *F. bispinosa* en un sendero durante la campaña 2013 (Figura 7.2). Estos resultados apuntan la importancia de muestrear en diferentes ambientes y, siempre y cuando sea posible, en diferentes épocas. Los datos también muestran que no se puede descartar que el censo definitivo de especies para la isla sea algo mayor que las 10 especies hasta ahora identificadas si en futuras campañas se toman nuevas muestras.

Todas las especies registradas en este estudio se han citado previamente en la Antártida (DEHARVENG, 1981; GREENSLADE *et al.*, 2012). Se han encontrado dos especies exóticas, *H. viatica* y *M. macrochaeta*, y el resto de especies obtenidas se consideran nativas y habituales de los "sets básicos de especies" propuestos para la Antártida marítima (Capítulo 5 de esta tesis). El rango de distribución de cada especie se describe en la Tabla 6.1.

7.1. VARIACIÓN DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE COLÉMBOLOS EN FUNCIÓN DEL TIPO DE SUSTRATO

Se han muestreado ocho tipos de ambientes diferentes en Isla Barrientos (Tabla 7.1). Los ambientes muestreados corresponden a zonas intermareales y playas, revolvederos de elefantes marinos del sur, colonias de pingüinos, senderos y cuatro tipos de formaciones vegetales predominantes en la isla (Tabla 6 del Anexo 1). En esta investigación, las formaciones vegetales se denominan como tapetes de algas, para referirse a formaciones dominadas por el alga *Prasiola crista*; almohadillas y praderas de musgos anchos, cuando se trata de comunidades de briófitos que forman capas de varios centímetros de espesor; alfombras y tapetes de briófitos, para referirse a formaciones extensas de musgos; y cojinetes de musgos gruesos, formaciones variables con apariencia de cojinete.

Cuatro especies de Colémbolos aparecen en una amplia variedad de microhábitats (mayor o igual a 6): *C. a. antarcticus* (8/8), *F. octooculata* (8/8), *C. badasa* (7/8) y *F. grisea* (6/8) (Tabla 7.1).

TIPO DE MICROHÁBITAT	ESPECIES									
	<i>Hypogastrura viatica</i> *	<i>Friesea bispinosa</i>	<i>Friesea grisea</i>	<i>Friesea woyciechowskii</i>	<i>Mesaphorura macrochaeta</i> *	<i>Tullbergia mixta</i>	<i>Archisotoma brucei</i>	<i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i>	<i>Cryptopygus badasa</i>	<i>Folsomotoma octooculata</i>
Zona intermareal/Payas	1,0 (1,0)							33,3 (30,3)	8,3 (7,0)	12,5 (12,2)
Tapetes de algas	2,0 (2,0)		1,0 (1,0)			1,7 (1,7)		504,3 (319,0)	1,3 (0,7)	3,3 (3,3)
Almohadillas y praderas de musgos anchos			1,0 (0,6)			6,4 (5,2)		1,0 (0,5)	2,0 (0,6)	21,8 (13,4)
Alfombras y tapetes de Briófitos	1,0 (1,0)					8,0 (5,0)		14,0 (14,0)	22,5 (22,5)	37,5 (37,5)
Cojinete de musgos gruesos	2,8 (2,8)		1,2 (0,4)	1,5 (1,5)		2,8 (1,4)		36,0 (10,4)	5,4 (4,2)	15,9 (13,4)
Colonias de pingüinos			0,5 (0,5)					445,0 (413,8)	6,2 (4,4)	0,2 (0,2)
Revolcaderos de elefantes marinos del sur			9,3 (9,3)		0,3 (0,3)	0,7 (0,7)	0,3 (0,3)	0,7 (0,7)	15,3 (15,3)	65,3 (65,3)
Senderos	0,1 (0,1)	0,1 (0,1)	0,3 (0,2)				1,6 (1,6)	153,6 (89,9)		0,3 (0,1)
Rango de microhábitats	5	1	6	1	1	5	2	8	7	8

Tabla 7.1. Abundancia media (media del número de individuos por microhábitat) y error estándar para cada especie y tipo de microhábitat. También se muestra el rango de microhábitats, es decir, el número de tipos de microhábitats donde está presente cada especie. *: Especies exóticas.

Las especies con un rango de microhábitats estrecho (≤ 2) se podrían considerar poco comunes en la isla (Tabla 7.1). Este grupo está formado por: *A. brucei*, *F. bispinosa*, *M. macrochaeta* y *F. woyciechowskii*.

La especie *C. a. antarcticus* se encuentra en los ocho tipos de microhábitats muestreados, indicando su carácter euritópico en la población de la Isla Barrientos. Para esta especie la abundancia más elevada se registra en áreas ocupadas por el alga *P. crista* y en las colonias de pingüinos, con una media por encima de los 400 individuos por muestra (Tabla 7.2). El sustrato menos favorable para *C. a. antarcticus* en la Isla Barrientos son los revolcaderos de elefantes marinos del sur y las áreas de almohadillas y praderas de musgos anchos. La especie *F. octooculata* también está presente en todos los tipos de sustratos, con una abundancia elevada en los revolcaderos de elefantes marinos del sur y en las áreas con alfombras y tapetes de briófitos, aunque no llega a alcanzar los valores de *C. a. antarcticus*. La especie *C. badasa* aparece en una variedad de microhábitats, pero su abundancia media se encuentra por debajo de 23 individuos. La especie *F. grisea* también se puede considerar euritópica, pero con densidades medias bajas, normalmente de unos pocos individuos por muestra. Las especies *T. mixta* (5/8) e *H. viatica* (5/8) forman un segundo grupo con una densidad media baja por tipo de microhábitat (≤ 8 individuos por muestra). Las otras cuatro especies encontradas, es decir, *F. bispinosa*, *F. woyciechowskii*, *M. macrochaeta* y *A. brucei*, aparecen únicamente en uno o dos tipos de microhábitats y con una densidad media muy baja. Por lo tanto, este último grupo de especies se podría considerar menos común en la Isla Barrientos.

TIPO DE MICROHÁBITAT	ABUNDANCIA MEDIA DE COLÉMBOLOS POR MUESTRA (ERROR ESTÁNDAR)	RIQUEZA MEDIA DE COLÉMBOLOS POR MUESTRA (ERROR ESTÁNDAR)	NÚMERO TOTAL DE ESPECIES	NÚMERO TOTAL DE MUESTRAS
Zona intermareal/Payas	55,0 (29,7)	2,0 (0,7)	4	4
Tapetes de algas	513,7 (317,5)	3,0 (1,0)	6	3
Almohadillas y praderas de musgos anchos	32,2 (14,2)	3,2 (0,2)	5	5
Alfombras y tapetes de Briófitos	84,5 (53,5)	3,5 (1,5)	5	2
Cojínete de musgos gruesos	64,1 (17,4)	2,4 (0,3)	7	18
Colonias de pingüinos	451,8 (412,4)	1,0 (0,5)	4	6
Revolcaderos de elefantes marinos del sur	92,0 (91,5)	2,3 (1,9)	7	3
Senderos	155,9 (89,8)	1,4 (0,3)	6	15

Tabla 7.2. Abundancia poblacional de Colémbolos, riqueza de especies y esfuerzo de muestreo para cada tipo de microhábitat.

El número total de especies registradas en cada uno de los microhábitats muestreados oscila entre cuatro y siete. La abundancia media de Colémbolos más elevada se encuentra en las áreas ocupadas

por *P. crista*, las colonias de pingüinos y, en menor medida, en los senderos. En todas estas zonas, la presencia de grandes densidades de *C. a. antarcticus*, en determinadas muestras, es responsable del notable incremento en la abundancia media de Colémbolos. En este sentido, la abundancia más elevada en una única muestra se obtiene en una colonia de pingüinos en la campaña 2012 (2510 individuos, Tabla 5 del Anexo 1).

Con respecto a la riqueza media de especies de Colémbolos, se observa el valor más elevado en áreas ocupadas por alfombras y tapetes de briófitos, almohadillas y praderas de musgos anchos, y tapetes de algas (Tabla 7.2). En comparación, la riqueza media de especies suele ser baja en las muestras tomadas en colonias de pingüinos, senderos y playas, constituyendo estos microhábitats las áreas menos favorables para la presencia de Colémbolos. La mayor riqueza de especies de Colémbolos se obtiene en la muestra 12-11, la cual corresponde a un revolcadero de elefantes marinos del sur situado en la base de un pináculo basáltico, que se localiza en la parte final oeste de la isla (Tabla 5 del Anexo 1 y Figura 7.1). Sin embargo, en otro revolcadero de elefantes marinos del sur muestreado en el año 2013 (muestras 13-29 y 13-30) se obtiene una riqueza y abundancia de especies muy bajas. En concreto, se encuentra un único individuo de la especie *A. brucei* en la muestra 13-29, y en la muestra 13-30 no se encuentran Colémbolos. Estas diferencias se podrían explicar de acuerdo a las características particulares del área donde se tomó la muestra 12-11 (Figura 7.3).

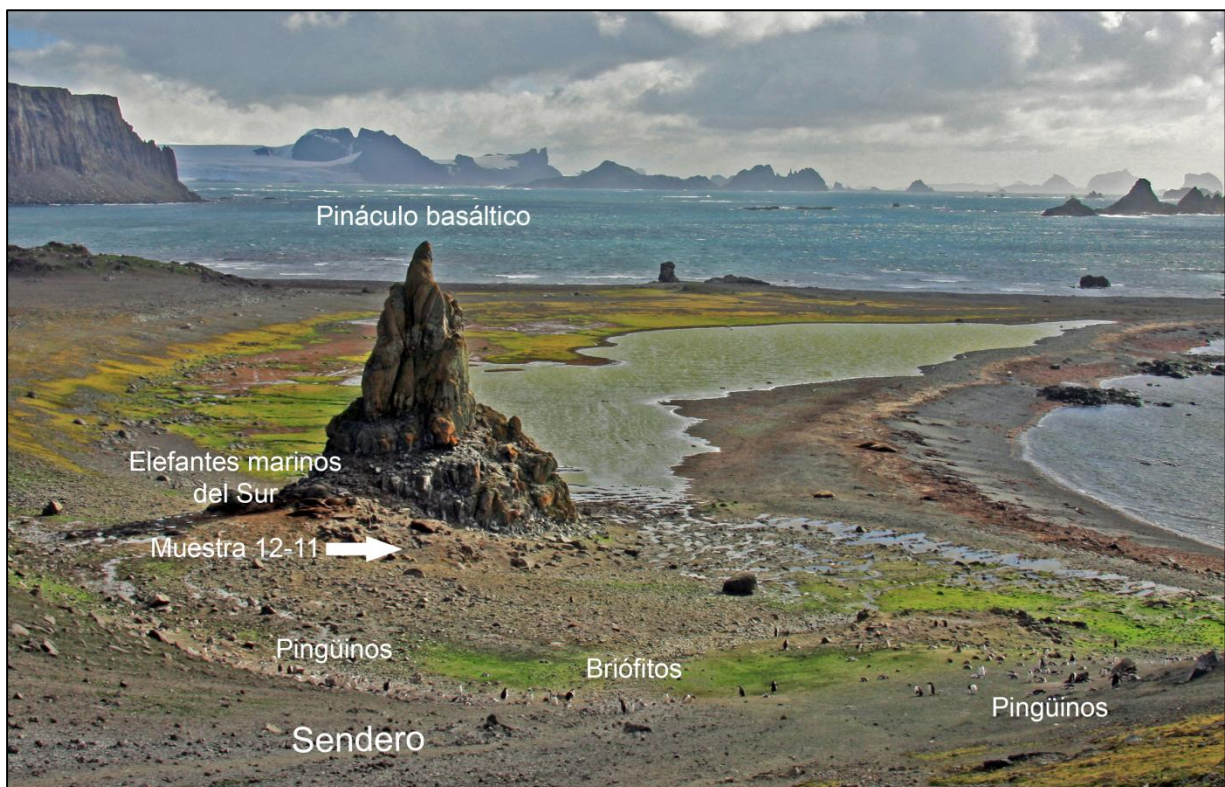


Figura 7.3. Localización de la muestra 12-11. Se observan las zonas de descanso de los elefantes marinos del sur.

En el entorno en el que se tomó la muestra 12-11, los elefantes marinos del sur emplean la base del pináculo basáltico como revolcadero, aportando abundantes nutrientes y materia orgánica al sustrato. Además, en las inmediaciones se encuentran colonias de pingüinos que aportan una fuente secundaria de materia orgánica. En esta zona, también se encuentran alfombras de musgos que presumiblemente podrían actuar como reservorios para diferentes especies de Colémbolos. Finalmente, la presencia de turistas en los alrededores podría incrementar el riesgo de introducir de forma accidental especies exóticas (Figura 7.3).

Al comparar los datos de riqueza media de especies en función del microhábitat se debe tener presente que al tratarse de un muestreo estratificado, los esfuerzos de muestreo varían en función del tipo de ambiente muestreado, y por consiguiente de su representatividad e importancia en la Isla Barrientos. Por lo tanto, los resultados se deben comparar con precaución ya que no se basan en un esfuerzo de muestreo similar.

7.2. VARIACIÓN DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE COLÉMBOLOS EN RELACIÓN A LAS VARIABLES AMBIENTALES

Los datos del análisis de las variables ambientales se centran en el muestreo estratificado realizado durante la campaña 2013 (muestras 13-01 a 13-30; Figura 7.1; Tablas 7 y 8 del Anexo 1). En este sentido, los resultados obtenidos del análisis de correlaciones de Spearman (Tabla 7.3) indican que la abundancia de Colémbolos está muy condicionada por la presencia de *C. a. antarcticus*, debido a que esta especie es la más abundante en muchas muestras. La riqueza de especies se relaciona con la presencia de cuatro especies (*T. mixta*, *F. grisea*, *F. octooculata* y *C. badasa*), las cuales son las más abundantes en la isla junto con *C. a. antarcticus*. Estas cinco especies normalmente suelen aparecer juntas en la Antártida marítima, y su presencia se correlaciona de forma positiva con la riqueza de especies. Además, se observa una correlación positiva entre la abundancia y riqueza de especies.

CORRELACIÓN ENTRE VARIABLES	ρ	SIGNIFICATIVA (DOS COLAS)
Abundancia <i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i> / Abundancia poblacional de Colémbolos	0,717	0,000
Abundancia <i>Tullbergia mixta</i> / Riqueza de especies	0,535	0,002
Abundancia <i>Cryptopygus badasa</i> / Riqueza de especies	0,538	0,002
Abundancia <i>Friesea grisea</i> / Riqueza de especies	0,646	0,000
Abundancia <i>Folsomotoma octooculata</i> / Riqueza de especies	0,483	0,007
Riqueza de especies / Abundancia poblacional de Colémbolos	0,411	0,024

Tabla 7.3. Correlación de Spearman (ρ) entre las especies registradas y la riqueza y abundancia poblacional de Colémbolos. Todos los p-valor son $< 0,01$, indicando una elevada correlación significativa.

Respecto a las variables edáficas y ambientales, señalar que la presencia de vegetación favorece la abundancia de Colémbolos (Tabla 7.4), lo cual es lógico ya que estas zonas son áreas de forrajeo para las especies herbívoras y con una mayor presencia de presas para las omnívoras. Otro factor que beneficia la abundancia de especies es la pendiente. De esta manera, una pendiente moderada favorece a algunas especies tales como *F. octooculata*, lo que se manifiesta en una mayor riqueza total y abundancia de Colémbolos en áreas con pendiente moderada. Claramente, los entornos verticales, tales como acantilados escarpados o ciertos afloramientos rocosos, no constituyen ambientes propicios para el establecimiento de Colémbolos, debido a que hay poca potencia de suelo disponible para la colonización y las opciones de acceso son virtualmente inexistentes. La altitud elevada, por encima del nivel del mar, también constituye un factor que se correlaciona con el incremento en la riqueza de especies. Una cierta altitud en la Isla Barrientos, implica una elevada presencia de vegetación, ya que las zonas costeras carecen de vegetación, exceptuando la presencia de algas. Esta tendencia no es común en otras grandes islas de la Antártida, en las cuales los glaciares aparecen en cuanto nos separamos de la costa, de manera que desaparecen rápidamente los ambientes más favorables para los Colémbolos. Por otro lado, la presencia de macrofauna se correlaciona con la presencia de *A. brucei*, especie que se registra únicamente en un revolvedero de elefantes marinos del sur.

CORRELACIÓN ENTRE VARIABLES	ρ	SIGNIFICATIVA (DOS COLAS)
Abundancia poblacional de Colémbolos / Pendiente	0,425	0,019*
Abundancia poblacional de Colémbolos / Presencia de vegetación	0,382	0,037*
Riqueza de especies / Carbono orgánico total - Materia orgánica	0,382	0,037*
Riqueza de especies / Carbono de la Biomasa Microbiana	-0,400	0,028*
Riqueza de especies / Actividad de la enzima ureasa	0,380	0,038*
Riqueza de especies / Altitud	0,366	0,047*
Riqueza de especies / Pendiente	0,508	0,004
Abundancia <i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i> / Conductividad Eléctrica	-0,428	0,018*
Abundancia <i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i> / Actividad de la enzima ureasa	0,421	0,021*
Abundancia <i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i> / Fósforo total	-0,404	0,037*
Abundancia <i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i> / Presencia de vegetación	0,525	0,003
Abundancia <i>Tullbergia mixta</i> / Carbonatos totales	0,510	0,007
Abundancia <i>Friesea grisea</i> / Carbono orgánico total - Materia orgánica	0,362	0,050*
Abundancia <i>Friesea grisea</i> / Carbono de la Biomasa Microbiana	-0,453	0,012*
Abundancia <i>Folsomotoma octooculata</i> / pH	-0,518	0,006
Abundancia <i>Folsomotoma octooculata</i> / Pendiente	0,390	0,033*
Abundancia <i>Archisotoma brucei</i> / Presencia de macrofauna	0,363	0,049*

Tabla 7.4. Correlación de Spearman (ρ) entre la abundancia de especies, la riqueza o la abundancia poblacional de Colémbolos y las variables edáficas y ambientales. *: indica p-valor < 0,05, el resto de p-valor < 0,01, indicando una elevada correlación significativa.

Otros factores que influyen de manera positiva en la riqueza de especies de Colémbolos son la presencia de materia orgánica/carbono orgánico total y la actividad de la enzima ureasa (Tabla 7.4). La actividad de la enzima ureasa se relaciona con la descomposición de la materia orgánica, y constituye la única actividad, de las cuatro analizadas (ureasa, β -glucosidasa, deshidrogenasa y fosfatasa; Tabla 8 del Anexo 1), que presenta una correlación significativa con la abundancia y riqueza de especies. Los microorganismos del suelo transforman los solutos excretados por los pingüinos y los mamíferos marinos a través de la enzima ureasa. Por consiguiente, en los suelos ornitogénicos se genera una elevada actividad de dicha enzima. La especie *C. a. antarcticus* se correlaciona de forma positiva con la actividad de la enzima ureasa, lo cual se relaciona con la presencia de pingüinos tal y como se comenta anteriormente. En este sentido, el número de individuos más elevado de esta especie se encuentra en una muestra tomada en una colonia de pingüinos (2510 individuos). En comparación, un elevado nivel de carbono de la biomasa microbiana parece que afecta de forma negativa a la riqueza de especies. Esta relación negativa podría ser especialmente importante en el caso de la especie *F. grisea*, dado que ésta no es muy abundante en aquellas áreas que son más favorables para el establecimiento de microorganismos. Finalmente, la humedad del suelo no se correlaciona con la presencia de ninguna especie, ni tampoco con la riqueza o abundancia de Colémbolos, al contrario de lo que sería inicialmente esperable, dado que la humedad del suelo se ha considerado de forma tradicional como uno de los principales factores limitantes para este grupo taxonómico. Esto se puede deber a que la humedad del suelo normalmente no constituye un factor limitante en la isla, debido a que hay abundantes precipitaciones en forma líquida a lo largo de todo el verano austral. Además, el tamaño reducido de la Isla Barrientos implica que esté sometida a la influencia continua de las brisas marinas cargadas de humedad, de manera que los suelos raramente sufren estrés hídrico.

Con respecto a las especies a nivel individual, hay determinadas variables del suelo que se correlacionan con la abundancia de especies registradas en las muestras analizadas. Este es el caso de la conductividad eléctrica y la biodisponibilidad de fósforo, las cuales presentan una correlación negativa con la abundancia de *C. a. antarcticus* (Tabla 7.4). Por otro lado, la abundancia de esta especie se correlaciona de forma positiva con la actividad de la enzima ureasa, tal y como se comenta anteriormente. La especie *F. octooculata* presenta una correlación negativa con el pH, de manera que es una especie que aparece principalmente en suelos ácidos. Finalmente, la presencia de carbonatos es adecuada para *T. mixta*, mientras que *F. grisea* presenta elevadas densidades en áreas donde la materia orgánica no escasea (Tabla 7.4).

Con respecto al Análisis de Componentes Principales (Figura 7.4), la varianza explicada por los dos primeros componentes es del 34,49%. El primer componente explica el 18,51% de la varianza y el segundo componente el 15,98%. La parte positiva del primer componente se define por los nutrientes

disponibles. La actividad microbiana, representada por la respiración microbiana basal del suelo y la actividad de la enzima fosfatasa, definen la parte negativa de este componente. La especie *F. grisea* parece que depende de la materia orgánica, mientras que las especies *C. a. antarcticus*, *T. mixta* y *F. octooculata* se ubican en áreas con cierta actividad microbiana, a diferencia de *F. grisea*. La parte positiva del segundo componente se define por la riqueza de especies y la abundancia de Colémbolos, mientras que la parte negativa de este componente tiene como variables principales el carbono de la biomasa microbiana. El Análisis de Componentes Principales también muestra que hay determinadas especies, tales como *F. grisea*, *T. mixta*, *C. badasa*, *F. octooculata* y *C. a. antarcticus* que normalmente no aparecen solas. *C. a. antarcticus* es la especie más abundante de este estudio y suele aparecer acompañada de otras especies en la mayoría de las muestras donde se registran Colémbolos. *A. brucei* aparece a lo largo de la parte negativa del segundo componente, debido a que se registra únicamente en un revolcadero de elefantes marinos del sur. En este sitio de muestreo, la concentración de microorganismos es elevada, asociada a la descomposición de la materia orgánica producida por la actividad biológica de los elefantes marinos del sur.

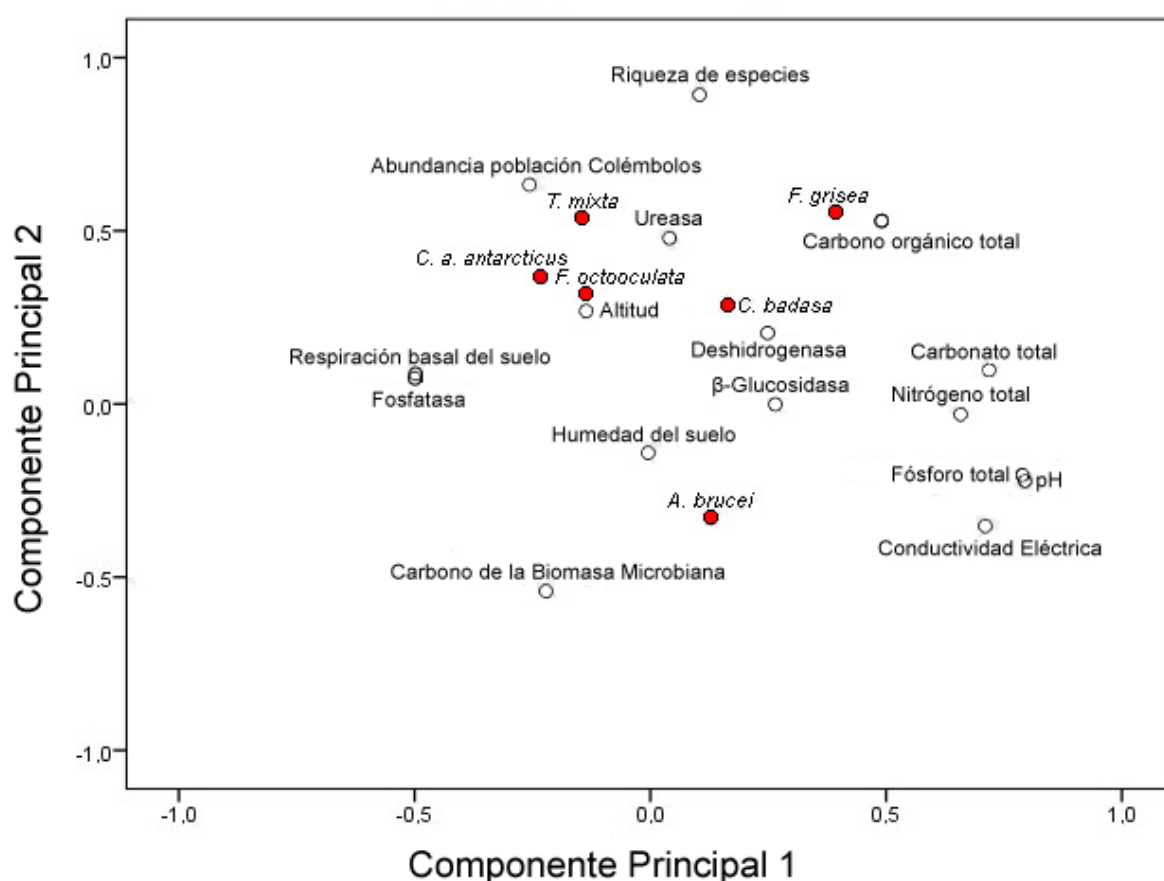


Figura 7.4. Representación gráfica del Análisis de Componentes Principales obtenido en el muestreo estratificado realizado durante la campaña 2013 (muestras 13-01 a 13-30). Las variables edáficas y ambientales se representan con círculos blancos y las especies registradas se representan con círculos rojos.

7.3. DISTRIBUCIÓN DE LOS COLÉMBOLOS EN ISLA BARRIENTOS EN FUNCIÓN DE LOS PARÁMETROS ANALIZADOS

El alga *P. crista* es abundante en la isla, generando un tipo de ambiente (Tabla 6 del Anexo 1) que parece favorecer las poblaciones de Colémbolos. Esta alga crece en la Antártida en la superficie del suelo, en sitios cubiertos por guano en las cercanías de las colonias de pingüinos y mamíferos marinos (SMYKLA *et al.*, 2007). La concentración de nitrógeno que presenta esta alga es similar a la concentración que tienen los musgos en sus tejidos, pero es más elevada que los valores típicos para los líquenes (BOKHORST *et al.*, 2007b). Se ha comprobado que la especie *C. a. antarcticus* muestra una marcada preferencia por estas algas, lo que hace que los individuos suelen tener una concentración de nitrógeno elevada en sus tejidos (BOKHORST *et al.*, 2007b). Cuando los dos tipos de nutrientes (musgos y algas) están disponibles en el medio, esta especie consume una menor proporción de musgos, debido a que contienen compuestos inhibidores o refractarios que dificultan la digestión de estos artrópodos del suelo (DAVIDSON & BROADY, 1996). *C. a. antarcticus* juega un papel esencial en el flujo de nutrientes de los ambientes en la Antártida marítima, los cuales están dominados por algas y musgos (BOKHORST *et al.*, 2007b). Esta especie ingiere una amplia variedad de alimentos, de manera que es capaz de aprovechar diferentes nutrientes presentes en las algas, los musgos y los líquenes, pero también en los hongos filamentosos (BROADY, 1979) y la materia orgánica muerta (BOKHORST *et al.*, 2007b). Esta especie es muy común en las muestras obtenidas en este estudio, por ende debe jugar un papel crucial en el ciclo de nutrientes en la Isla Barrientos. La especie *C. badasa*, la otra especie del género *Cryptopygus* presente en la isla, presenta unas densidades más bajas que la anterior, aunque aparece en la mayoría de los sustratos muestreados a excepción de los senderos. Esto puede ser debido a que no tolera el exceso de temperatura superficial (RUSSELL *et al.*, 2014) como es el caso de los suelos expuestos de los senderos.

Las especies pertenecientes al género *Friesea* han desarrollado una estrategia trófica diferente. Estos individuos capturan nematodos, tardígrados y también consumen diatomeas, gracias a la estructura de su aparato bucal (HOPKIN, 1997; MALCICKA *et al.*, 2017). En la Isla Barrientos, la especie con mayor representación para este género es *F. grisea*. La máxima presencia de esta especie (28 individuos) se detecta en una muestra de un revolcadero de elefantes marinos del sur donde la probabilidad de encontrar nematodos es elevada. Por lo tanto, no es sorprendente que su abundancia se correlacione de forma positiva con la materia orgánica (Tabla 7.4). En este sentido, BULAVINTSEV (1990) también registró elevadas densidades en suelos enriquecidos en materia orgánica en la Isla Rey Jorge (Islas Shetland del Sur). Esta especie se encuentra en la mayoría de los sustratos analizados, aunque con baja densidad (≤ 6 individuos por muestra para otros sustratos diferentes a los

revolcaderos). Esto indica que *F. grisea* tiene un rango de distribución amplio en la Isla Barrientos, aunque con una densidad muy baja, típica de un depredador. Esta especie también se correlaciona de forma negativa con la biomasa microbiana. Por lo tanto, parece que es menos abundante en aquellas áreas adecuadas para el establecimiento de microorganismos. Las otras dos especies del género *Friesea*, *F. bispinosa* y *F. woyciechowskii*, presentan una abundancia menor que *F. grisea*. En concreto, los valores para estas especies son de uno y tres individuos respectivamente, y se registraron durante las tres campañas antárticas. Así, su importancia relativa en la comunidad de Colémbolos en la Isla Barrientos es mucho más baja.

En la Antártida, la especie *F. octooculata* se encuentra con frecuencia en mayor abundancia en los suelos ornitogénicos enriquecidos con guano de pingüino y en hábitats con abundante vegetación (TILBROOK, 1967a; BULAVINTSEV, 1990). En la Isla Barrientos, las principales poblaciones de esta especie se localizan en áreas con cojinetes de musgos gruesos de *S. uncinata* y *P. alpinum*, y en un revolcadero de elefantes marinos del sur (Tabla 5 del Anexo 1). Curiosamente, sólo se encontró un individuo de esta especie en las colonias de pingüinos. *F. octooculata* es una especie hemiedáfica con una furca más larga en comparación con la de otras especies registradas en esta tesis, lo que le permite tener una mayor capacidad para colonizar áreas menos accesibles, incluyendo áreas con una mayor pendiente.

La abundancia de la especie *A. brucei* se asocia con la presencia de macrofauna. En la campaña 2013, esta especie sólo aparece en un revolcadero utilizado por elefantes marinos del sur. Esto es consistente con la distribución para la especie restringida a la costa, tal y como indican GREENSLADE & VAN KLINKEN (1994), debido a que este revolcadero está a pocos metros de la playa. Sin embargo, *A. brucei* se registró en un sendero durante la campaña de 2012 a unos 100 m de la costa. A pesar de que es una localización inusual para la especie, también hay otros estudios que han encontrado *A. brucei* a cierta distancia de la costa. Por ejemplo, GRESSITT (1967) registró un individuo en las rocas de una terraza elevada inmediatamente alrededor de un nido de pingüino Barbijo. TILBROOK (1967b) cita algunos individuos en una llanura de ceniza volcánica cerca de la orilla, pero no en la playa. Más recientemente, RUSSELL *et al.* (2014) encontraron individuos en suelos de la Isla Devil (Península Antártica). Es posible que esta especie sea capaz de colonizar áreas a cierta distancia de la orilla si la textura del suelo y otros factores ambientales son los adecuados para su asentamiento.

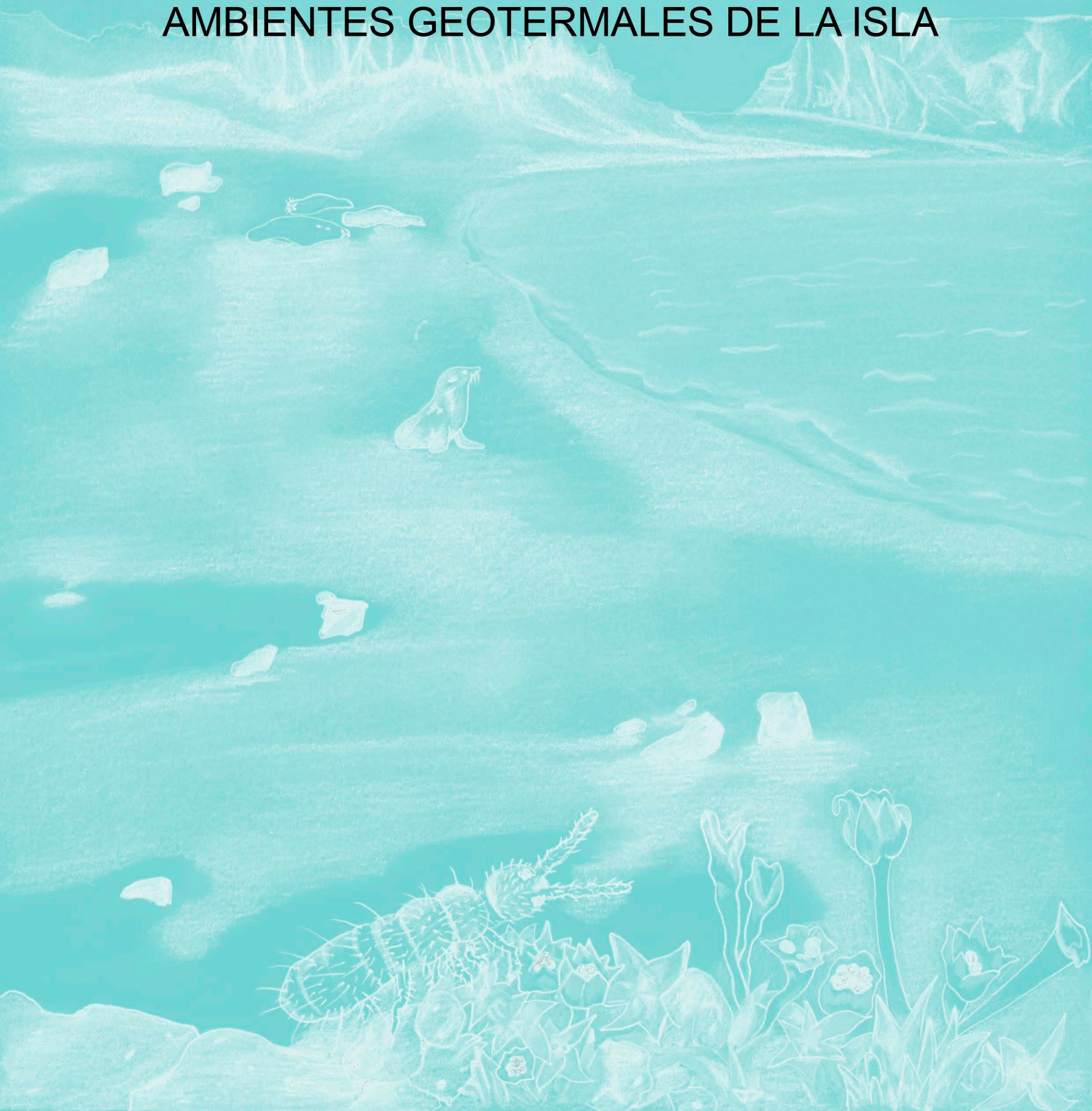
En la Antártida, *T. mixta* normalmente se encuentra en áreas donde la humedad del suelo y la materia orgánica no constituyen factores limitantes (RUSSELL *et al.*, 2014). Su presencia en relación a estos factores y para los hábitats con presencia de vegetación (TILBROOK, 1967a) se constata en esta investigación, debido a que la especie se registró en distintos sustratos con vegetación, mientras que

estaba ausente en la costa, las colonias de pingüinos y los senderos. *T. mixta* se correlaciona de forma positiva con la cantidad de carbonatos (Tabla 7.4), indicando que podría no ser tan abundante en los suelos más ácidos de la Isla Barrientos.

Con respecto a las dos especies exóticas registradas en la Isla Barrientos, *H. viatica* y *M. macrochaeta*, no se encontraron individuos durante la campaña 2013, cuando se tomaron las muestras de suelo para su análisis, lo que impide analizar su distribución en función de las variables edáficas tal y como se ha hecho para el resto de especies. Tan solo es posible indicar que *H. viatica* parece tener una gran plasticidad ecológica, en vista de su presencia en cinco tipos de microambientes (Tabla 7.1), mientras que *M. macrochaeta* se ha registrado únicamente en un tipo de microambiente.

CAPÍTULO 8

COLÉMBOLOS DE ISLA DECEPCIÓN
EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y
AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN
DE ESTE GRUPO ANIMAL, CON ESPECIAL ATENCIÓN
A LAS PREFERENCIAS DE TEMPERATURA EN LOS
AMBIENTES GEOTERMALES DE LA ISLA



En este capítulo se presenta un primer estudio exploratorio que permitió ensayar los protocolos aplicados en un segundo estudio más ambicioso y detallado en la Isla Decepción. Se citan por primera vez en la isla dos especies. Se analizan diferentes parámetros edáficos y ambientales durante cuatro campañas de campo. Se estudia la distribución de las especies identificadas en relación a dichos parámetros, con especial atención en el caso de la temperatura. Se estudia la preferencia de hábitat de los Colémbolos.



8.1. EVALUACIÓN DE LA PREFERENCIA DE HÁBITAT DE LA ESPECIE EXÓTICA *HYPOGASTRURA VIATICA* (COLLEMBOLA, HYPOGASTRURIDAE) EN BAHÍA BALLENEROS, ISLA DECEPCIÓN

Este estudio exploratorio consiste en un ensayo en el campo a nivel de microescala como una primera aproximación que pretende observar la relación de los Colémbolos con los factores ambientales. Se analiza si las zonas con vegetación son más favorables que los suelos sin vegetación para el establecimiento de especies de Colémbolos en Bahía Balleneros durante la campaña antártica 2011. Para ello, se selecciona un área experimental de 10x10 m en una terraza según se indica en la Figura 4.3. Se determinan diferentes parámetros edáficos (Tabla 8.1), y su implicación en el patrón de distribución de los Colémbolos en la zona analizada. Se aplica el contraste de la mediana para comprobar si las zonas con vegetación y sin vegetación son comparables en cuanto a sus variables físico-químicas cuantitativas. Se ha empleado el coeficiente de correlación de Spearman para comprobar si existe correlación entre la abundancia de Colémbolos y los parámetros edáficos analizados. Por último, se ha aplicado un Análisis de Componentes Principales para describir la influencia de las variables edáficas analizadas en las poblaciones de Colémbolos.

En este estudio, se han obtenido un total de 4107 individuos, pertenecientes a una especie (Tabla 9 del Anexo 1). Los ejemplares obtenidos se muestrearon en 18 puntos del área seleccionada durante la campaña antártica 2011. Todos los individuos corresponden a la especie exótica *H. viatica*. Estos resultados coinciden con los de ARBEA & JORDANA (1991), indicando que la especie se localiza en hábitats litorales, como la terraza costera de Bahía Balleneros analizada en este experimento. Además, se confirma nuevamente el comportamiento de agregación en grandes concentraciones de individuos (MERTENS & BOURGOIGNIE, 1975).

La especie se distribuye a razón de 334 individuos en suelos con vegetación (briófitos) y 3773 individuos en suelos sin vegetación. Por lo tanto, la abundancia es mayor en zonas con el suelo desprovisto de briófitos (Figura 8.1), obteniéndose diferencias significativas a nivel estadístico entre las poblaciones de *H. viatica* en suelos con presencia de briófitos y suelos desprovistos de vegetación.

Los resultados obtenidos en la prueba de la mediana para todas las variables analizadas indican que no existen diferencias significativas entre las dos zonas analizadas, es decir, con y sin vegetación, excepto para las variables de cobertura vegetal, como era de esperar, y temperatura a 10 cm de profundidad. Por lo tanto, ambas zonas son similares en cuanto a sus características edáficas básicas, siendo la presencia o ausencia de briófitos en superficie su principal diferencia.

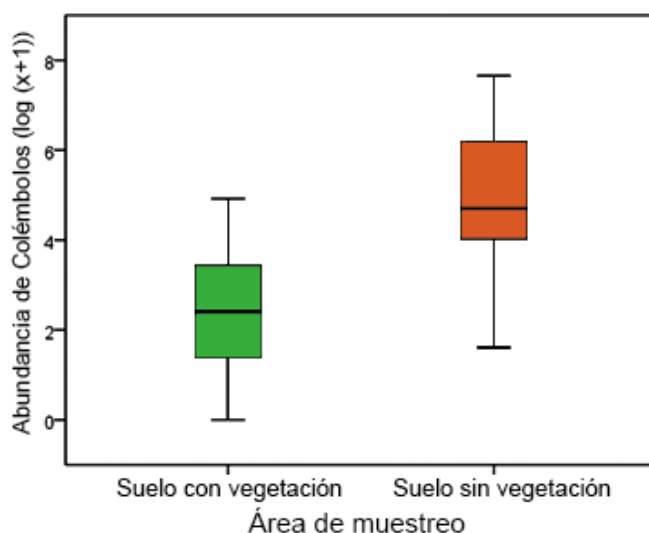


Figura 8.1. Diagrama de cajas mostrando la mediana y los inter-cuartiles de la abundancia de *H. viatica* en las zonas analizadas.

Las correlaciones de Spearman indican que la abundancia de *H. viatica* se correlaciona de forma negativa con la cobertura vegetal (Tabla 8.1). De manera que esta especie presenta una mayor abundancia en las zonas desprovistas de vegetación, tal y como se comenta anteriormente (Figura 8.1).

CORRELACIÓN ENTRE VARIABLES	ρ	p-valor
Abundancia <i>Hypogastrura viatica</i> / Cobertura vegetal	-0,548	0,05
Temperatura a -3 cm / Temperatura a -10 cm	0,608	0,01
Temperatura a -3 cm / Cobertura vegetal	0,568	0,05
Temperatura a -10 cm / Cobertura vegetal	0,717	0,01
Temperatura a -3 cm / Humedad del suelo	-0,535	0,05
Temperatura a -10 cm / Humedad del suelo	-0,731	0,01
Temperatura a -3 cm / Fósforo total	-0,556	0,05
Resistencia a la penetración del suelo / Cobertura vegetal	0,602	0,01
Carbonatos / Cobertura vegetal	-0,595	0,01
Humedad del suelo / Cobertura vegetal	-0,527	0,05
Nitratos / Humedad del suelo	-0,683	0,01
Carbono total / Materia Orgánica	1,000	0,01

Tabla 8.1. Correlación de Spearman (ρ) entre la abundancia de *H. viatica* transformada logarítmicamente, y las variables edáficas analizadas.

La temperatura a 3 y 10 cm de profundidad muestra una fuerte correlación positiva (Tabla 8.1), lo cual es lógico dado que se encuentran separadas por una distancia de 7 cm, de manera que las variaciones de temperatura en una parte del perfil edáfico se transmiten a la siguiente. Además, el patrón de temperatura obtenido muestra una diferencia máxima de temperatura entre ambas profundidades de 3,6° C (Figura 1 del Anexo 4). En este contexto, se observa que la especie *H. viatica* es más abundante en temperaturas de 5,1° C a 3 cm de profundidad y de 4° C a 10 cm de

profundidad. Por lo tanto, la especie es habitual en zonas con temperaturas antárticas habituales ($<10^{\circ}\text{C}$), aunque al tratarse de una especie euriterma para las zonas analizadas en este estudio en Isla Decepción, es capaz de acomodarse a diferentes rangos de temperatura. La temperatura a 3 cm de profundidad se correlaciona de forma negativa con la humedad y el fósforo (Tabla 8.1). Las temperaturas a 3 y 10 cm de profundidad muestran una correlación positiva con la cobertura vegetal (Tabla 8.1), lo que implica que una mayor cobertura vegetal favorece un pequeño incremento de la temperatura del suelo, especialmente en las capas más profundas, ya que podría ejercer un efecto de protección frente a la influencia de la temperatura aérea en superficie. La temperatura del suelo a 10 cm de profundidad se correlaciona de forma negativa con la humedad, de manera que un incremento de temperatura determina una humedad menor, por el efecto combinado con la cobertura vegetal, ya que una mayor presencia de briófitos implica una mayor demanda de agua, lo cual reduce la humedad edáfica disponible.

La resistencia a la penetración del suelo se correlaciona de forma significativa positiva con la cobertura vegetal (Tabla 8.1). Esto se podría relacionar con que los suelos con mayor concentración de vegetación en un punto tienden a estar más compactados, lo que implica una menor disponibilidad de espacios aéreos para la fauna edáfica. La mayor abundancia de *H. viatica* se obtiene con una resistencia a la penetración de $0,98\text{ kg/cm}^2$ (Figura 2 del Anexo 4). La abundancia más baja se obtiene con la mayor resistencia a la penetración en el suelo, es decir, $1,96\text{ kg/cm}^2$ (Figura 2 del Anexo 4), aunque a nivel estadístico la resistencia a la penetración no parece influir en la abundancia de *H. viatica*.

La cobertura vegetal se correlaciona de forma negativa con la humedad y con los carbonatos (Tabla 8.1), lo cual es lógico dado que la humedad y los carbonatos tienden a retenerse en la vegetación. Las poblaciones mayoritarias de *H. viatica* se obtienen con un 20 y 70% de briófitos, mientras que no se obtiene ningún individuo con el 100% (Figura 3 del Anexo 4), pero sin ninguna significación estadística.

Finalmente, la humedad se correlaciona con los nitratos de forma negativa, y el carbono total se correlaciona con la materia orgánica de forma positiva (Tabla 8.1). Este último resultado es lógico si se tiene en cuenta que la materia orgánica se obtiene directamente a partir del dato del carbono orgánico total a través del factor de conversión propuesto por Van Bemmelen (TABATABAI, 1996).

Con respecto al Análisis de Componentes Principales (Figura 8.2), la varianza explicada por los dos primeros componentes es del 54,7%. El primer componente explica el 39% de la varianza y el segundo componente el 15,7%. La parte positiva del primer componente se define por la cobertura vegetal y las temperaturas a 3 y 10 cm de profundidad, y la parte negativa se define por la humedad del suelo. La parte positiva del segundo componente se define por la resistencia a la penetración del suelo y por el

contenido en fósforo total. La cantidad de carbonatos presentes en el suelo y la abundancia de *H. viatica* muestran cierta relación. Sin embargo, esta especie no parece discriminar de una forma clara entre ambos tipos de microhábitats analizados. La abundancia tampoco parece depender de los parámetros edáficos como la resistencia a la penetración, la disponibilidad de nutrientes (nitratos, fósforo, carbonatos) o la temperatura del suelo en la zona muestreada. Estos resultados apoyan el carácter euritópico de *H. viatica* confirmado en otros capítulos de la presente tesis, siendo una especie capaz de explotar un amplio espectro de microhábitats distintos. Esta gran capacidad de adaptación para aprovechar los recursos disponibles en el medio incrementa el riesgo de bioinvasión asociado a esta especie y que ya fue apuntado por otros autores (GREENSLADE, 2002), al menos en el entorno de la Antártida marítima.

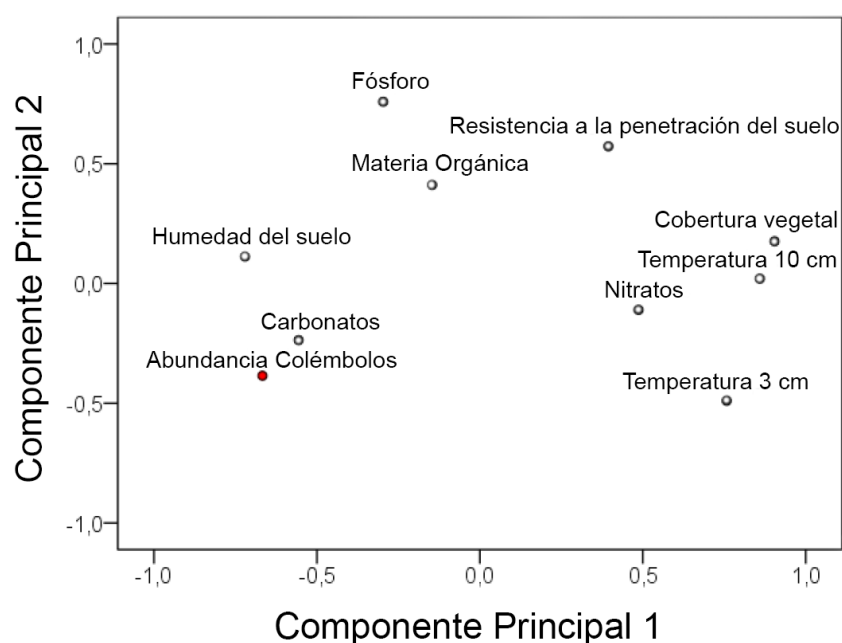


Figura 8.2. Representación gráfica del Análisis de Componentes Principales. Las variables físico-químicas se representan con círculos blancos y el logaritmo de la abundancia de *H. viatica* se representa con un círculo rojo.

El conocimiento de *H. viatica* en la Antártida se remonta al año 1901 (Tabla 5.1) y en la Isla Decepción se constata su presencia desde el año 1949 (HACK, 1949). Estos datos sugieren que la introducción y el establecimiento de la especie ha tenido lugar desde que el hombre ha frecuentado diferentes regiones de la Antártida por motivos comerciales, principalmente la caza de focas y ballenas (DIBBERN, 2010; HUGHES *et al.*, 2015). De esta forma, se ha facilitado la dispersión de una especie exótica con un riesgo potencial de establecimiento, dada su biología oportunística, y con un potencial carácter invasor, ya que puede desplazar a la especie nativa *C. a. antarcticus*, tal y como constatan los estudios efectuados por CONVEY *et al.* (1999) en la isla subantártica de Georgia del Sur.

8.2. EVALUACIÓN DE LOS PARÁMETROS EDÁFICOS Y AMBIENTALES QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS COLÉMBOLOS EN LA ISLA DECEPCIÓN

En este apartado se realiza un estudio experimental más ambicioso como resultado del primer análisis exploratorio expuesto anteriormente. Para ello se registran las especies de Colémbolos presentes en diferentes localizaciones de la Isla Decepción (Antártida marítima). Se citan por primera vez las especies de las localidades de Cresta Stonethrow y Monte Pond. Se aplica un test de Kruskal-Wallis para identificar diferencias significativas en los rangos medios de las variables cuantitativas analizadas (Tabla 8.2) y la riqueza y diversidad de Colémbolos, y una prueba de Chi-cuadrado para comprobar si existen diferencias significativas en el caso de la textura del suelo (variable exclusivamente cualitativa), y para comprobar si las variables ambientales analizadas y la riqueza, abundancia y diversidad de Colémbolos son independientes. Se aplican correlaciones de Spearman y Kendall, y la prueba V de Cramer y Tau-b para analizar la relación entre las variables ambientales y la riqueza, abundancia y diversidad de Colémbolos. Finalmente, se aplica un análisis de conglomerados para estudiar cómo se agrupan las diferentes categorías que conforman las variables ambientales en cuanto a sus patrones de riqueza colembológica.

Para esta investigación se han obtenido 159 muestras, extraídas en 19 localizaciones diferentes de la Isla Decepción, durante 4 campañas de campo (2009, 2011, 2012 y 2015), con un total de siete microambientes muestreados (Figura 8.3), y dos localidades de estudio nuevas, Cresta Stonethrow y Monte Pond. La localidad más muestreada es Bahía Balleneros, durante las 4 campañas antárticas, con un total de 35 muestras obtenidas y cinco microhábitats muestreados (Figura 8.3). Se han prospectado tres localidades en las que no se han obtenido Colémbolos: Cráter 70, Punta Sudoeste y Punta Macaroni (Figura 8.3). En Cráter 70 una primera muestra se tomó en un suelo congelado (permafrost), y la otra en un camino sometido al impacto del pisoteo de los turistas con el suelo muy compactado, por lo que en ambos casos era poco probable encontrar Colémbolos. En las otras dos localidades los muestreos se realizaron en suelos ornitogénicos y la ausencia de individuos se atribuye a una simple cuestión de azar en el muestreo.

Durante la campaña 2015, se muestrearon ocho zonas geotermales, de las cuales cuatro (Cerro Caliente, Cresta Stonethrow, Monte Pond y Perchuc Cone) constituyen anomalías geotermales en altitud situándose entre 50 y 200 m. Las cuatro restantes (Bahía Fumarolas, Caleta Péndulo, Lago Kroner y Bahía Balleneros) son anomalías geotermales en zonas intermareales amplias de las playas de Puerto Foster, la bahía interior de Isla Decepción.

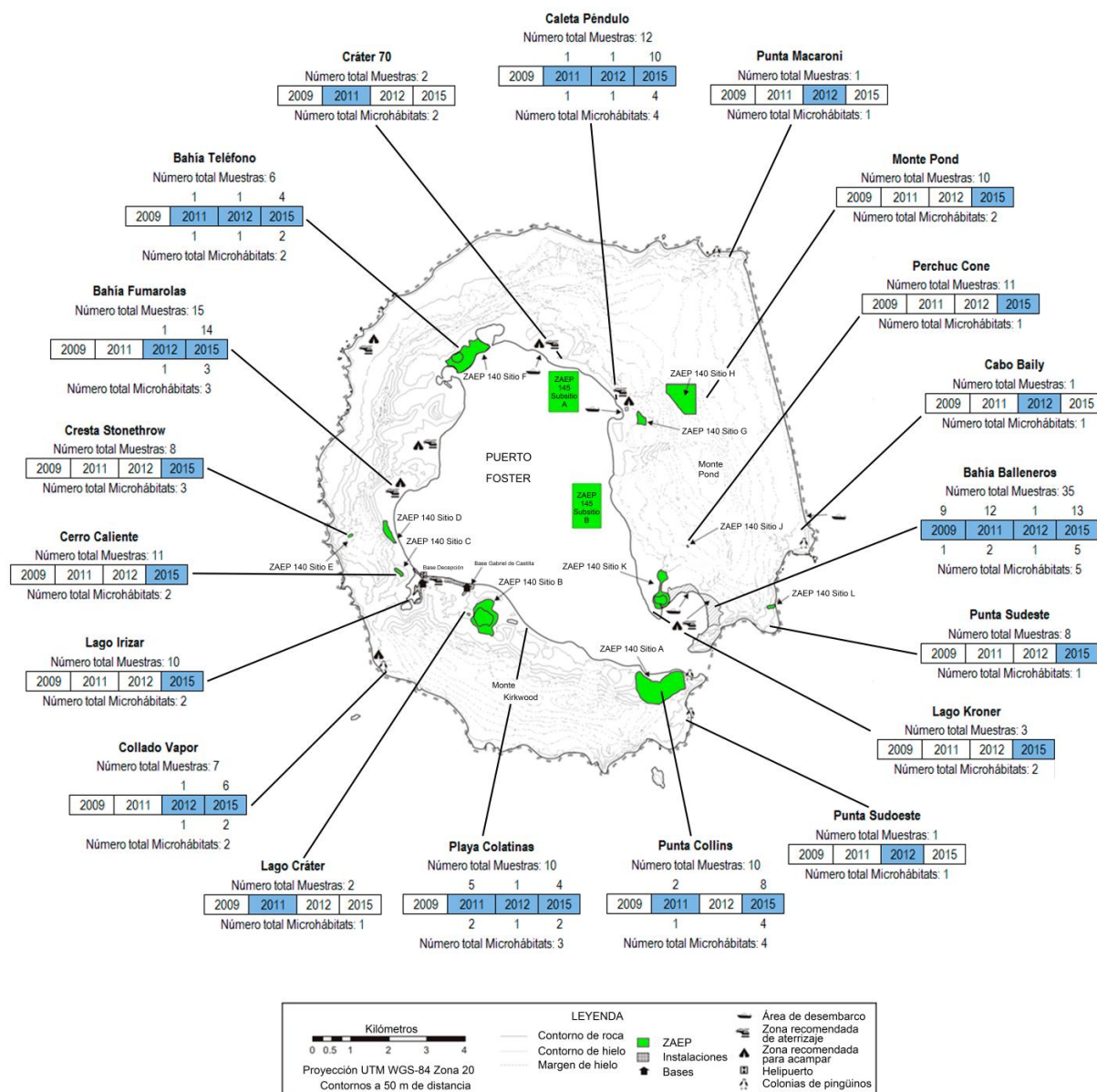


Figura 8.3. Mapa de la Isla Decepción reflejando el esfuerzo de muestreo realizado. Se representan el número de muestras y microambientes por localidad. Las campañas en las que se realizaron muestreos aparecen coloreadas en azul. En total se muestrearon siete microambientes en la isla. ZAAP = Zona Antártica Especialmente Protegida. Mapa modificado de ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING (2012).

Con respecto a las especies de Colémbolos, se han obtenido 15 especies y 27165 individuos en la Isla Decepción. De las 15 especies registradas, 13 especies ya se han citado previamente en la Isla Decepción (GREENSLADE *et al.*, 2012), y dos son nuevos registros. La especie *C. succinea* constituye la primera cita para la Antártida, y *F. punctata* es un nuevo registro para la Isla Decepción. La especie exótica *Folsomia candida*, registrada por primera vez en la isla por GREENSLADE & WISE (1984), no se ha encontrado en este trabajo. En concreto, se obtienen nueve especies nativas (*F. grisea*, *F. woyciechowskii*, *T. mixta*, *A. brucei*, *C. a. antarcticus*, *C. badasa*, *F. octooculata*, *F. punctata* y *M. caeca*) y seis especies exóticas (*C. succinea*, *H. viatica*, *D. cebennaria*, *M. macrochaeta*, *P. fimata* y *P. minuta*). Las especies nativas representan el 53% del total de las especies presentes en la isla (Figura

8.4). Además, representan el 100% de las especies presentes en cinco localidades: Lago Cráter, Lago Irizar, Collado Vapor, Cresta Stonethrow y Punta Sudeste (Figura 8.4). Por lo tanto, las cinco localidades anteriores carecen de especies exóticas. Las especies exóticas representan el 47% del total de las especies presentes en la isla, y se encuentran en 11 localizaciones: Bahía Balleneros, Lago Kroner, Punta Collins, Playa Colatinas, Cerro Caliente, Bahía Fumarolas, Bahía Teléfono, Caleta Péndulo, Monte Pond, Perchuc Cone y Cabo Baily. Las localidades con mayor proporción de especies exóticas (50%) corresponden a Perchuc Cone y Lago Kroner, seguida de Caleta Péndulo (43%) (Figura 8.4).

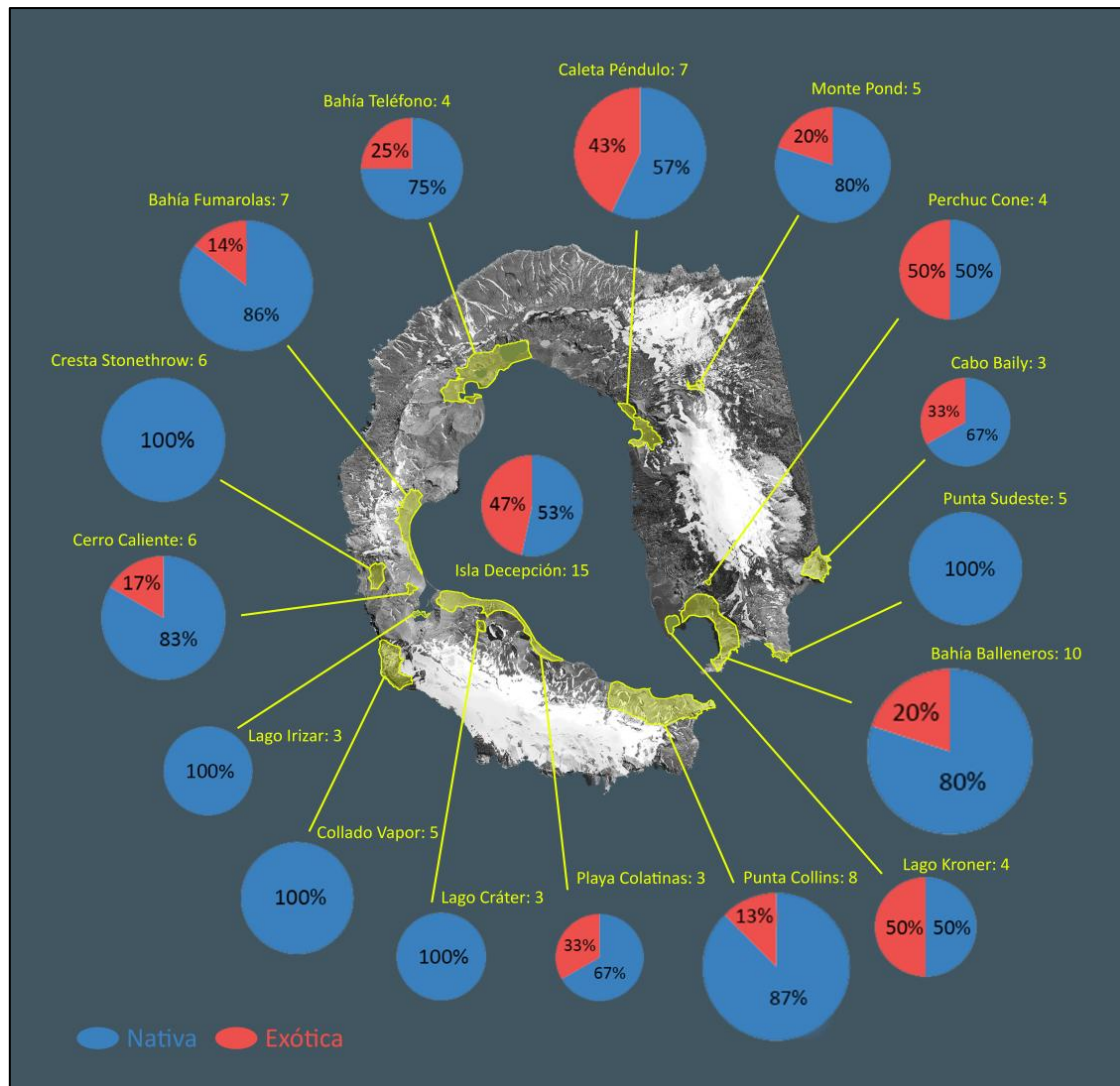


Figura 8.4. Riqueza espacial en la Isla Decepción. En cada localidad muestreada se representa la proporción de especies nativas frente a exóticas. La riqueza de Colémbolos depende del tamaño del círculo (tamaños de círculo mayores implican una mayor riqueza, y viceversa). La sombra amarilla representa el área de muestreo. Ortofoto modificada de: http://lagc.uca.es/web_lagc/orto.jpg.

La mayor riqueza de especies (10) se encuentra en Bahía Balleneros, seguida por Punta Collins (8), mientras que la menor riqueza de especies (3) se encuentra en las localidades de Playa Colatinas, Lago Cráter, Lago Irizar y Cabo Baily (Figura 8.4). Esto se podría deber a que en Bahía Balleneros se

ha muestreado el mayor número de microhábitats (5), seguido de Punta Collins (4) (Figura 8.3), y por lo tanto la probabilidad de obtener más especies se incrementa. En Lago Cráter, Lago Irizar y Cabo Baily únicamente se han muestreado entre uno y dos microhábitats durante una campaña, disminuyendo la probabilidad de encontrar especies. De forma semejante, en Playa Colatinas la riqueza de especies es baja. Aunque en esta localidad se ha muestreado durante tres campañas de campo, los microhábitats seleccionados han sido escasos, solamente tres de los siete que se han analizado para toda la isla (Figura 8.3).

Las especies nativas se consideran comunes o intermedias en la Isla Decepción, excepto la especie *F. woyciechowskii* que se considera rara, ya que únicamente se localiza en dos localidades (Punta Sudeste y Bahía Balleneros) (Tabla 10 del Anexo 1). La especie exótica más común es *H. viatica*, con la máxima densidad de individuos registrada para la Isla Decepción, en concreto en el Lago Kroner (Tabla 10 del Anexo 1). La especie *P. minuta* se considera intermedia dado que aparece únicamente en tres localidades, y el resto de especies exóticas se consideran raras ya que se localizan únicamente en una zona (Tabla 10 del Anexo 1).

8.2.1. ANÁLISIS DE LAS PROPIEDADES EDÁFICAS EN FUNCIÓN DE LA TEMPERATURA

Con objeto de establecer si las propiedades básicas de los suelos variaban en los suelos sometidos a diferentes temperaturas, se realizó un estudio estratificado por rangos de temperatura. Los resultados obtenidos de este análisis físico-químico se muestran en la Tabla 8.2.

	< 10° C	10-20° C	20-40° C	> 40° C	p-valor
Número de muestras	6	4	4	4	
Carbonatos (%)	1,57±0,08	1,15±0,28	1,50±0,08	1,47±0,18	0,508
Fósforo asimilable (ppm)	23,0±7,8	10,2±4,7	10,7±7,3	6,2±1,7	0,191
Materia Orgánica Oxidable (%)	0,34±0,15	0,37±0,28	0,49±0,27	0,17±0,02	0,989
Nitrógeno total (%)	0,28±0,01	0,26±0,01	0,38±0,02	0,45±0,01	0,628
pH 1/2,5	7,02±0,53	6,45±0,24	6,12±0,27	6,53±0,27	0,684
Potasio asimilable (ppm)	458,8±158,5	265,0±119,7	230,7±72,6	89,0±7,22	0,078
Conductividad eléctrica (mmhos/cm)	0,30±0,21	0,82±0,01	0,33±0,20	0,12±0,02	0,266
Arcilla (%)	2,73±0,59	5,32±2,20	3,42±1,81	12,61±3,35	0,16
Arena (%)	75,9±2,6	69,9±5,7	76,8±9,7	49,5±5,0	0,106
Limo (%)	21,3±6,1	24,7±3,6	19,1±7,3	35,4±3,9	0,155
Texturas*	FA(1), AF(4), A(1)	FA(2), AF(2)	FA(2), A(2)	FA (2), F(2)	0,047

Tabla 8.2. Resultados del análisis físico-químico de suelos en función del rango de temperatura. Los datos se representan como la media y el error estándar de la media. *: FA = Franco Arenoso, F = Franco, A = Arenoso, AF = Arenoso Franco. Se representa en negrilla el único valor significativo.

Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis muestran que no se han obtenido diferencias significativas entre los suelos presentes en cada tipo de categoría de temperatura, para las variables

edáficas cuantitativas consideradas. Con respecto a la prueba de Chi-cuadrado para la variable cualitativa textura, se observan diferencias significativas entre los suelos analizados (p -valor = 0,047, V de Cramer normalizado 0-1 de 0,563 y mismo p -valor) (Tabla 8.2). Esto demuestra que los suelos son comparables, a excepción de la variable temperatura, al no existir diferencias significativas entre los parámetros edáficos estudiados. La única excepción es la variabilidad en las texturas que se observa a nivel cualitativo pero no cuantitativo (contenidos de cada fracción en porcentaje), e incluso en el primer caso el p -valor está muy próximo a la región de rechazo.

La mayoría de los suelos analizados muestran un pH ligeramente ácido, con contenidos en materia orgánica muy bajos propios de los suelos mineralizados presentes en islas antárticas de origen volcánico (Tabla 8.2). La conductividad eléctrica también muestra unos valores bajos, indicando que el contenido en sales en el suelo es bajo. El pH es ligeramente ácido, lo que permite que haya carbonatos presentes en el suelo, aunque con valores bajos (<5%). Respecto a los nutrientes básicos, el porcentaje en nitrógeno total es elevado, superior al 0,18% en todos los casos. Lo mismo sucede con el fósforo asimilable, el cual es abundante sobre todo en los suelos por debajo de 10° C (Tabla 8.2). El potasio asimilable es el que más varía de unos suelos a otros, adquiriendo valores propios de suelos pobres, en aquellos puntos con temperaturas superiores a 40° C, y valores propios de suelos ricos en el resto. La textura es otro parámetro edáfico variable de unas muestras a otras (Tabla 8.2). Los valores extremos los constituyen las texturas arenosas (3 muestras) y francas (2 muestras), con algunas situaciones intermedias (6 arenoso-francas y 7 franco-arenosas). Hay que destacar que el fósforo asimilable, la materia orgánica y el potasio asimilable presentan valores medios en las zonas más calientes similares al resto de zonas, pero con una varianza mucho menor, lo que hace pensar en condiciones más homogéneas. Estas zonas también tienden a ser menos arenosas y contienen más limo y arcilla, aunque sin que exista una diferencia significativa en las texturas presentes (Tabla 8.2).

8.2.2. VARIACIÓN DE LA RIQUEZA, ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE COLÉMBOLOS EN RELACIÓN A LAS VARIABLES AMBIENTALES

Una vez se descartó la posibilidad de que los suelos de los que proceden las muestras presentaran grandes diferencias a nivel físico-químico, que pudieran afectar a su capacidad para acoger a las comunidades colembológicas, se realizó un segundo análisis de otras variables ambientales que podían ser importantes a la hora de explicar la abundancia y riqueza de Colémbolos, en base a la bibliografía especializada consultada. Dichas variables se analizaron por duplicado, tanto a nivel cuantitativo (datos originales, Tabla 8.3) como cualitativo (datos transformados en categorías, Tabla 8.4).

Con respecto a las variables cuantitativas, las correlaciones bivariadas de Spearman (Tabla 8.3) muestran que para las variables respuesta (riqueza, abundancia y diversidad) las variables más explicativas son la temperatura, la huella humana, la pendiente y la altitud. La orientación es menos explicativa, presentando valores de correlación no significativos con las variables respuesta, lo cual es de esperar dado que se trata de una variable que tiende a ser más cualitativa que cuantitativa.

		VARIABLES AMBIENTALES				
		Temperatura	Huella humana	Pendiente	Altitud	Orientación
BIODIVERSIDAD	Riqueza de especies	-0,240**	-0,237**	0,232**	0,226**	NS
	Abundancia log (x+1)	NS	-0,218**	0,163*	0,166*	NS
	Diversidad	-0,279**	-0,238**	0,264**	0,212**	NS
ESPECIES	<i>Ceratophysella succinea</i> +	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>Hypogastrura viatica</i> +	NS	NS	-0,221**	-0,189*	NS
	<i>Friesea grisea</i>	-0,228**	-0,180*	0,290**	NS	NS
	<i>Friesea woyciechowskii</i>	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>Deuteraphorura cebennaria</i> +	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>Protaphorura fimata</i> +	NS	NS	0,222**	NS	NS
	<i>Mesaphorura macrochaeta</i> +	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>Tullbergia mixta</i>	-0,304**	NS	0,159*	NS	NS
	<i>Archisotoma brucei</i>	NS	NS	-0,157*	-0,308**	NS
	<i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i>	NS	-0,266**	0,202*	0,315**	NS
	<i>Cryptopygus badasa</i>	-0,216**	NS	NS	NS	NS
	<i>Folsomotoma octooculata</i>	-0,220**	-0,241**	0,391**	0,294**	NS
	<i>Folsomotoma punctata</i>	NS	-0,282**	0,291**	0,237**	-0,212**
	<i>Mucrosomia caeca</i>	NS	NS	NS	NS	NS
	<i>Proisotoma minuta</i> +	NS	-0,264**	NS	0,232**	NS

Tabla 8.3. Correlaciones de Spearman entre las variables ambientales, los índices de biodiversidad y la abundancia de especies. Se muestran los valores de p indicando si la correlación es significativa a nivel 0,01(**) o 0,05 (*). NS = Valores No Significativos (no se muestra el p-valor). +: Especies exóticas.

En términos generales, las especies nativas se ven favorecidas por los mismos parámetros (temperatura, huella humana, pendiente y altitud). Las especies exóticas en su conjunto no se correlacionan con los factores ambientales para ninguna variable respuesta (Tabla 8.3), excepto la especie *H. viatica* que se correlaciona de forma negativa con la pendiente y la altitud, la especie *P. fimata* que se correlaciona de forma positiva con la pendiente y la especie *P. minuta* que se correlaciona de forma negativa con la huella humana y de forma positiva con la altitud.

En general, la diversidad se reduce según incrementa la temperatura (Tabla 8.3). Esta variable muestra una correlación negativa con las especies *T. mixta*, *F. grisea*, *C. badasa* y *F. octooculata* (Tabla 8.3), lo que es indicativo de que estas especies son comunes en temperaturas antárticas habituales, es decir, en zonas con temperaturas por debajo de los 10° C.

La huella humana presenta una correlación negativa con algunas especies, tanto exóticas (*P. minuta*) como nativas (*F. grisea*, *C. a. antarcticus*, *F. octooculata*, *F. punctata*) (Tabla 8.3). Esto puede deberse a que las zonas con valores más altos de presencia humana reciben mayor presión antrópica, o bien a que estas áreas se localizan en zonas bajas (playas) donde la presencia de Colémbolos se reduce en términos de riqueza media, abundancia y diversidad, en comparación con las zonas intermedias y altas, donde hay una mayor diversidad de microambientes.

La pendiente presenta una correlación negativa con las especies *H. viatica* y *A. brucei*, debido a que estas especies son más abundantes en zonas de playa y terrazas costeras. Además, la pendiente muestra una correlación positiva con *T. mixta*, *P. fimata*, *F. grisea*, *C. a. antarcticus*, *F. octooculata* y *F. punctata* (Tabla 8.3). En este sentido, podría ser que el factor que más esté influyendo sea la variedad de ambientes disponibles en vez de la pendiente *sensu stricto*, es decir, en zonas con mayor pendiente, zonas intermedias y elevadas alejadas de las playas y terrazas costeras, es donde se encuentran los microhábitats más favorables para el establecimiento de las especies comentadas.

La altitud se correlaciona de forma positiva con *C. a. antarcticus*, *F. octooculata*, *F. punctata* y *P. minuta* (Tabla 8.3). Las especies del género *Folsomotoma* también son comunes en zonas con una cierta elevación, seguramente debido a que el tamaño de su furca, mayor que el de otras especies registradas en esta tesis, les confiere una capacidad considerable para colonizar microhábitats situados en áreas con mayor pendiente. Además, la altitud se correlaciona de forma negativa con *H. viatica* y *A. brucei* (Tabla 8.3), lo cual es lógico dado que estas especies son comunes en las zonas costeras, es decir, en las zonas que presentan una menor altitud.

La orientación únicamente se correlaciona de forma negativa con *F. punctata* (Tabla 8.3), debido a que esta especie es más abundante en orientaciones norte y, principalmente, este.

Por otro lado, en la Tabla 8.4 se muestran los resultados obtenidos para las variables cualitativas, es decir, la prueba de Chi-cuadrado para todas las variables, V de Cramer para los microhábitats y la orientación, y Tau-b para la temperatura, la huella humana, la altitud y la pendiente (Tabla 8.4). La V de Cramer se usa para estimar la fuerza de la relación entre variables nominales que tienen más de dos categorías de respuesta, mientras que el estadístico Tau-b se emplea para medir la intensidad de la asociación y el sentido (positivo o negativo) en el caso de las variables ordinales.

Con respecto a la abundancia de Colémbolos, se observa una relación positiva fuerte con los microhábitats y débil con la orientación, la pendiente y la huella humana (Tabla 8.4). La altitud y la temperatura no se relacionan con la abundancia de Colémbolos. En referencia a la riqueza de especies, se obtiene una relación positiva fuerte con los microhábitats, media con la orientación y débil con la pendiente (Tabla 8.4). Entre la riqueza y la altitud se observa una relación, pero sin un signo

claro. La huella humana no se relaciona con la riqueza y la temperatura presenta una relación negativa. La diversidad muestra una relación positiva fuerte con el tipo de microhábitat y con la orientación, negativa fuerte con la temperatura y sin signo claro ni fuerza con la huella humana, la pendiente y la altitud (Tabla 8.4).

		BIODIVERSIDAD		
		Riqueza de especies	Abundancia log (x+1)	Diversidad
VARIABLES AMBIENTALES	Microhábitats	χ^2 p-valor = 0,000; V de Cramer = 0,406 (p-valor = 0,000)	χ^2 p-valor = 0,000; V de Cramer = 0,388 (p-valor = 0,000)	χ^2 p-valor = 0,000; V de Cramer = 0,398 (p-valor = 0,000)
	Temperatura	χ^2 p-valor = 0,045, Tau-b = -0,265 (p-valor 0,000)	NS	χ^2 p-valor = 0,014, Tau-b = -0,283 (p-valor 0,000)
	Huella humana	NS	χ^2 p-valor = 0,000, Tau-b = 0,159 (p-valor = 0,041)	χ^2 p-valor = 0,000, Tau-b = -0,099 (p-valor = 0,133)
	Pendiente	χ^2 p-valor = 0,008, Tau-b = 0,190 (p-valor = 0,008)	χ^2 p-valor = 0,021, Tau-b = 0,145 (p-valor = 0,041)	χ^2 p-valor = 0,001, Tau-b = 0,181 (p-valor = 0,010)
	Altitud	χ^2 p-valor = 0,001, Tau-b = 0,042 (p-valor = 0,000)	NS	χ^2 p-valor = 0,000, Tau-b = 0,026 (p-valor = 0,698)
	Orientación	χ^2 p-valor = 0,008; V de Cramer = 0,217 (p-valor = 0,008)	χ^2 p-valor = 0,016; V de Cramer = 0,207 (p-valor = 0,016)	χ^2 p-valor = 0,001; V de Cramer = 0,244 (p-valor = 0,001)

Tabla 8.4. Estadísticos de asociación para variables cualitativas ordinales y nominales. Se aplican V de Cramer para variables nominales con más de dos categorías de respuesta, y Tau-b para variables ordinales. NS = Valores No Significativos.

Una vez identificadas las relaciones entre las variables ambientales y la riqueza, abundancia y diversidad de Colémbolos, es el momento de analizar pormenorizadamente las categorías consideradas dentro de cada variable ambiental. Con respecto a los microhábitats, la mayor riqueza de especies se encuentra en zonas con vegetación (terrazas y laderas con vegetación), seguidas por los suelos ornitogénicos (Figura 8.5.A). La riqueza de especies es baja en las anomalías geotérmicas en laderas, los suelos sin vegetación, las playas con y sin fisuras geotérmicas, aunque en este último caso con algún dato atípico destacado (Figura 8.5.A). Las tendencias observadas para la diversidad en los diagramas de caja son similares a las de la riqueza, a excepción de las playas sin fisuras geotérmicas, que presentan valores medios similares a los suelos ornitogénicos (Figura 8.5.A). La mayor diversidad se obtiene en las zonas con vegetación y los suelos ornitogénicos, con medias superiores al resto de microhábitats analizados aunque también con una varianza mayor (Figura 8.5.A). La menor diversidad se observa en las playas sin y con fisuras geotérmicas, las anomalías geotérmicas en laderas y los suelos sin vegetación, con muchos datos atípicos en los tres últimos microhábitats (Figura 8.5.A). En cuanto a la temperatura del suelo, la riqueza de especies y la diversidad muestran una dependencia negativa débil frente a esta variable (Tabla 8.4), de manera que se obtienen una riqueza de especies y diversidad mayores en temperaturas antárticas habituales, es decir, por debajo de 10° C (Figura 8.5.B), existiendo incluso muestras donde se localizan entre 5 y 7 especies (N=6, 5,6% dentro de esta categoría). La ausencia de especies es habitual en suelos con anomalías geotermiales. El 36,4% de las muestras entre 20 y 40° C, y el 58,3% de las muestras por encima de 40° C carecen de Colémbolos.

Por lo tanto, la riqueza de especies disminuye según se incrementa la temperatura. Sin embargo, la diversidad presenta un ligero incremento entre 20 y 40° C (Figura 8.5.B). La prueba de Kruskal-Wallis indica que existen diferencias significativas entre el microhábitat y la riqueza de especies (p -valor = 0,000), entre el microhábitat y la diversidad (p -valor = 0,000), entre los rangos medios de temperatura (10 a 20° C y 20 a 40° C) y la riqueza (p -valor = 0,002) y diversidad (p -valor = 0,001).

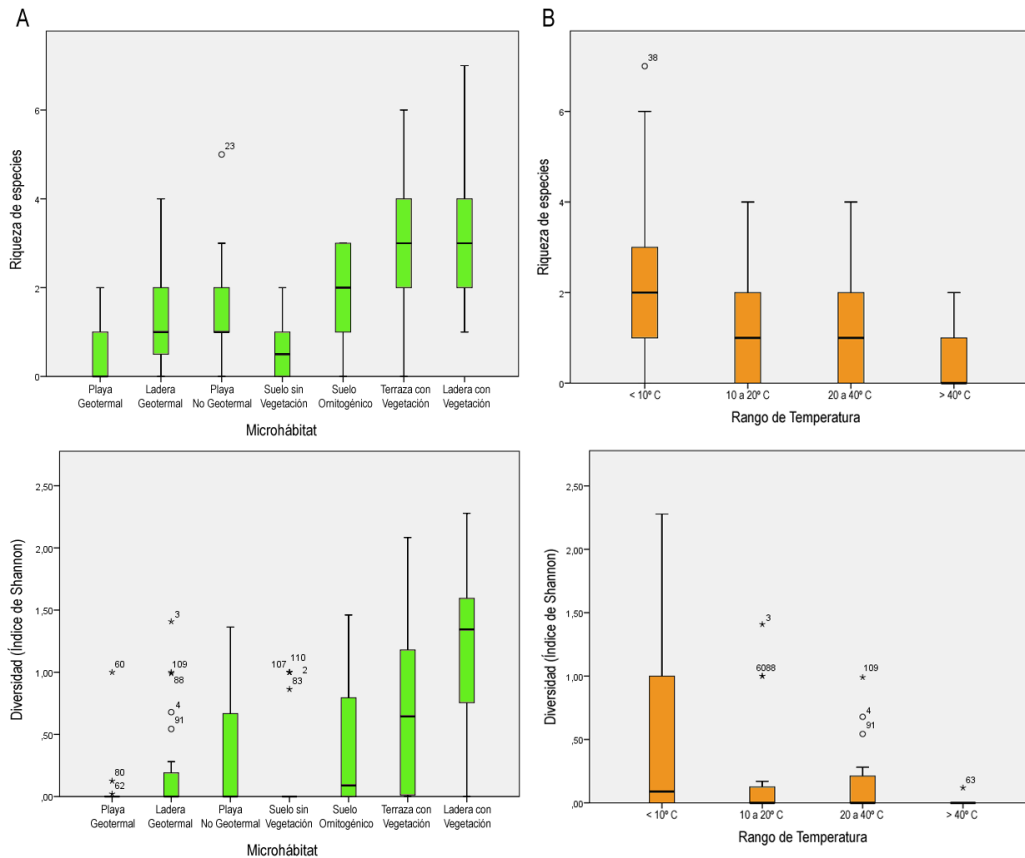


Figura 8.5. Diagramas de cajas para la riqueza de especies (figuras de arriba) y diversidad (figuras de abajo) en relación a los parámetros ambientales. **A.** Microhábitat. **B.** Rango de Temperatura. Se representan los datos numéricos originales de riqueza y diversidad, no los transformados en categorías ordinales.

Los resultados del análisis de conglomerados indican que para los microhábitats se forman tres grupos (Figura 8.6.A). El primer grupo, que es el que se encuentra a menor distancia, engloba los suelos ornitogénicos y sin vegetación, a los que se unen a un segundo nivel las anomalías geotérmicas en laderas y las playas sin fisuras geotermiales. El segundo grupo está formado por los microhábitats con presencia de vegetación, es decir, las terrazas y laderas con vegetación. Las playas con anomalías geotérmicas constituyen el tercer grupo, dado que la composición de Colémbolos se aleja más del resto de categorías. Con respecto a la temperatura, los valores intermedios son más parecidos entre sí y forman un primer grupo, compartiendo el 80% de las especies (Figura 8.6.B). A continuación, se añaden las muestras tomadas en temperaturas antárticas habituales (segundo clúster). La última unión se establece con la categoría de temperatura por encima de 40° C, la cual es la que más difiere del resto por el elevado número de ausencias de especies que contiene.

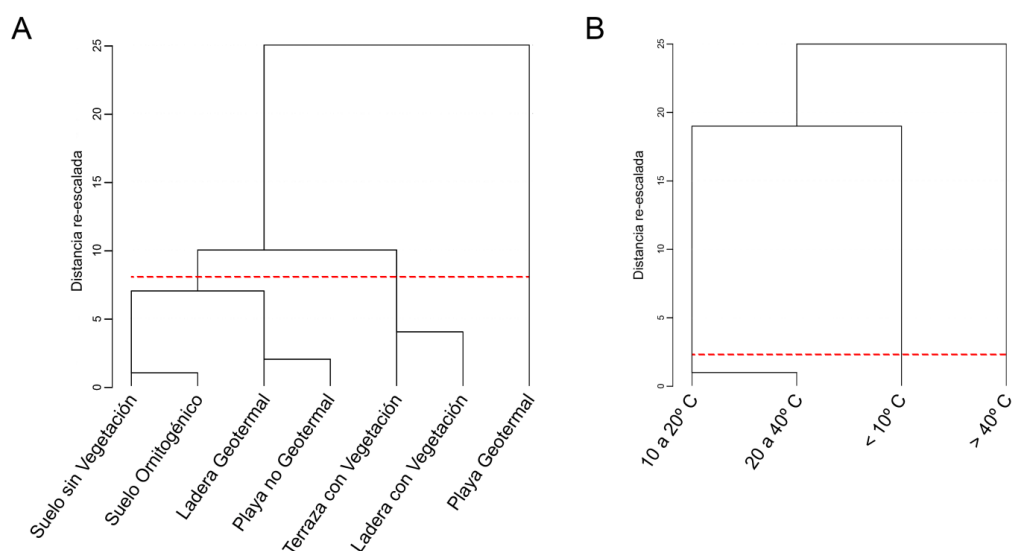


Figura 8.6. Dendrograma basado en presencias y ausencias. La medida de similitud empleada es el índice de Jaccard. **A.** Microhábitat. **B.** Temperatura.

Por otro lado, la altitud explica los patrones de riqueza y diversidad de especies (Tabla 8.4), aunque en este caso la relación no es lineal (Figura 8.7.A).

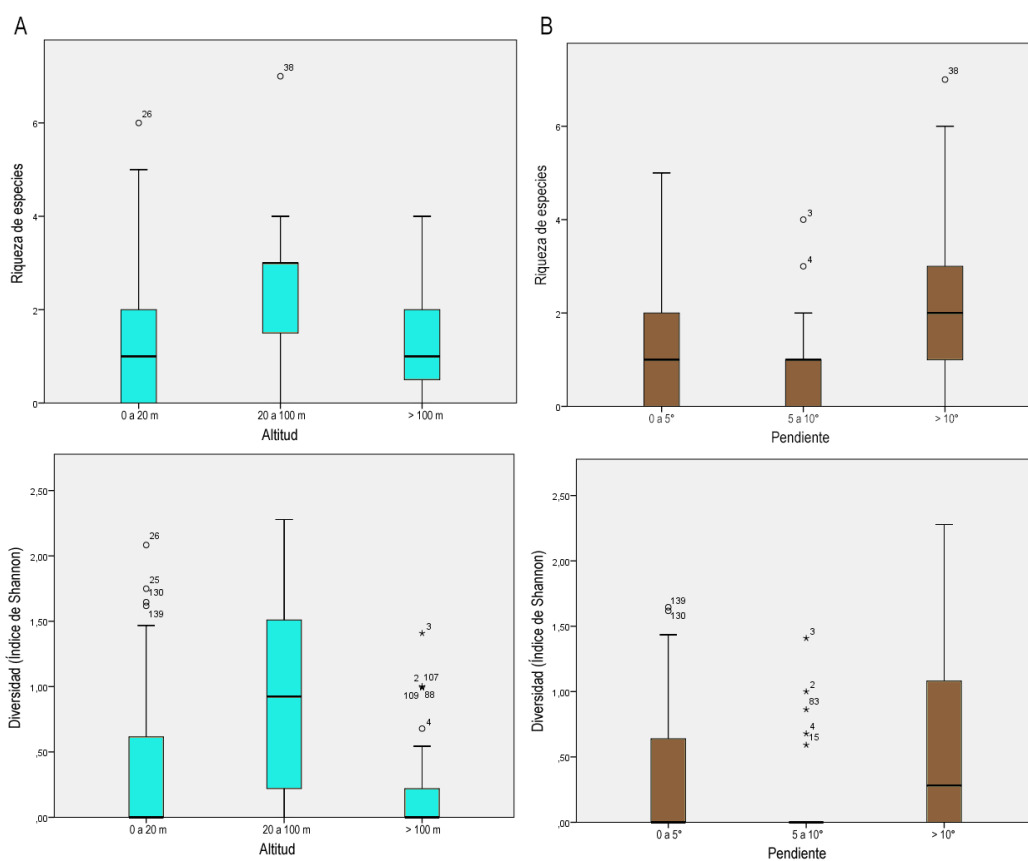


Figura 8.7. Diagramas de cajas para la riqueza de especies (figuras de arriba) y diversidad (figuras de abajo) en relación a los parámetros ambientales. **A.** Altitud. **B.** Pendiente. Se representan los datos numéricos originales de riqueza y diversidad, no los transformados en categorías ordinales.

En los diagramas de cajas (Figura 8.7), se observa una concentración de muchas muestras con ausencia de Colémbolos entre 0 y 20 m (33%), más de las esperadas (27%). Además, la altitud intermedia (20 a 100 m) presenta una riqueza de especies más elevada que las zonas bajas y altas, con un 53,6% de las muestras con tres a cuatro especies y únicamente el 10,7% sin Colémbolos. De forma semejante, la diversidad es mayor en las altitudes intermedias (Figura 8.7.A). En referencia a la pendiente, se observa un patrón inverso a la altitud, con valores de riqueza y diversidad bajos para pendientes intermedias (Figura 8.7.B). Una mayor pendiente favorece la presencia de determinadas especies, y por ende, la riqueza y diversidad son mayores en zonas con pendientes por encima de 10° (Figura 8.7.B). Esto se debe a que las áreas con mayores pendientes son aquellas que presentan diferentes tipos de microhábitats y vegetación. Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis confirman que existen diferencias significativas entre la altitud y la riqueza de especies (p -valor = 0,001) y entre la altitud y la diversidad (p -valor = 0,000). Además, con esta prueba se identifican diferencias significativas en las dos variables respuesta para las pendientes medias (p -valor = 0,000 en ambos casos).

Con respecto al análisis de conglomerados (Figura 8.8), se observa que la altitud en Isla Decepción es una variable que no introduce grandes diferencias entre las categorías consideradas debido a que ocho de las 15 especies están presentes en todos los rangos de altitud analizados. Incluso las dos categorías correspondientes a las alturas superiores comparten más del 70% de las especies (Figura 8.8.A). En cuanto a la pendiente se refiere, se establecen dos grupos. El grupo más disimilar corresponde a la categoría intermedia (5 a 10°), que es la menos diversa. El otro clúster se forma entre las pendientes baja y alta, las cuales se parecen bastante al compartir un 70% de las especies (Figura 8.8.B).

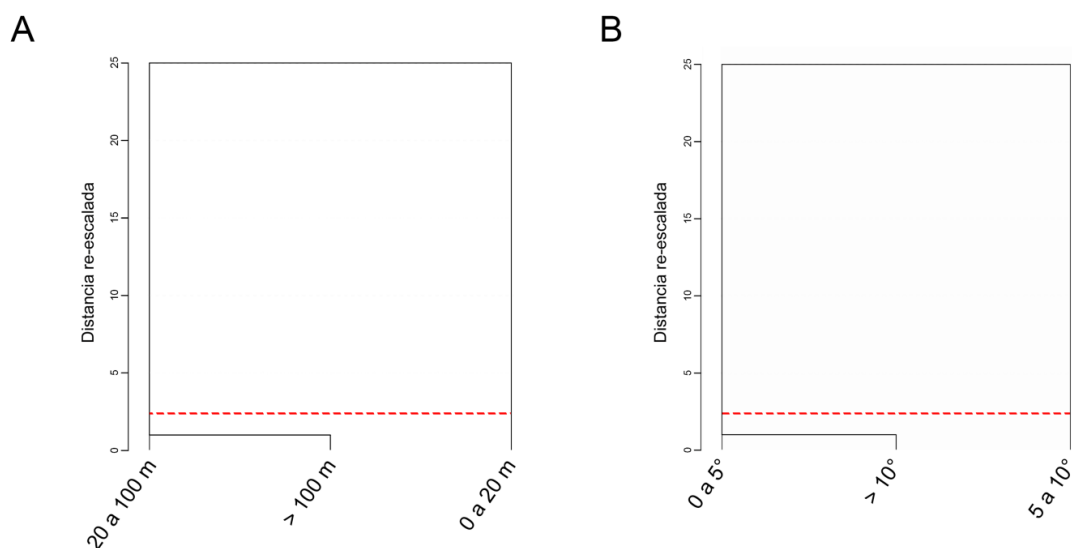


Figura 8.8. Dendrograma basado en presencias y ausencias con el índice de Jaccard. **A.** Altitud. **B.** Pendiente.

Según la prueba de Chi-cuadrado, la huella humana no muestra dependencia con ninguna variable (Tabla 8.4), sin embargo, las áreas con una menor presión antrópica son aquellas que presentan unos valores mayores de riqueza específica y diversidad (Figura 8.9.A). Con respecto a la variable orientación, se observa que las orientaciones al sur presentan una riqueza y diversidad mayores que el resto (Figura 8.9.B).

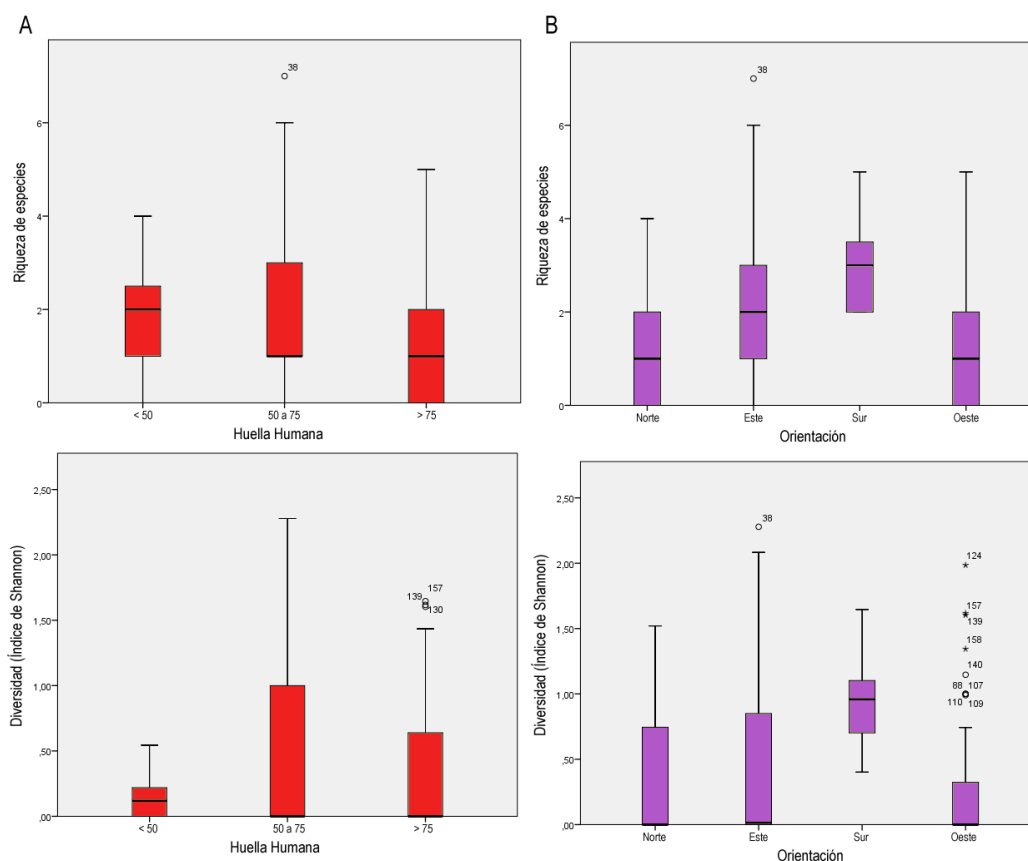


Figura 8.9. Diagramas de cajas para la riqueza de especies (figuras de arriba) y diversidad (figuras de abajo) en relación a los parámetros ambientales. **A.** Huella Humana. Los valores más elevados indican una mayor presión antrópica, y viceversa. **B.** Orientación. Se representan los datos numéricos originales de riqueza y diversidad, no los transformados en categorías ordinales.

Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis indican que no existen diferencias significativas entre los rangos promedio de las categorías de huella humana para la riqueza de especies (p -valor = 0,084) y la diversidad (p -valor = 0,176). Sin embargo, la prueba de Kruskal-Wallis muestra que existen diferencias significativas entre los rangos promedio de las categorías de orientación para la riqueza (p -valor = 0,000) y la diversidad (p -valor = 0,000).

Los resultados del análisis de conglomerados (Figura 8.10) muestran que las zonas de la Isla Decepción que soportan una mayor presión antrópica (categorías 50 a 75 y > 75) forman un primer grupo compartiendo el 75% de la riqueza de especies, mientras que las zonas con menor influencia humana (< 50) son las menos parecidas a las anteriores, diferenciándose en aproximadamente la mitad de las especies, las cuales estarían ausentes (Figura 8.10.A). En referencia a la orientación, el

dendrograma muestra que la categoría sur es la que más difiere del resto (Figura 8.10.B). El resto de orientaciones se agrupan en un primer gran grupo con aproximadamente un 70-80% de especies en común.

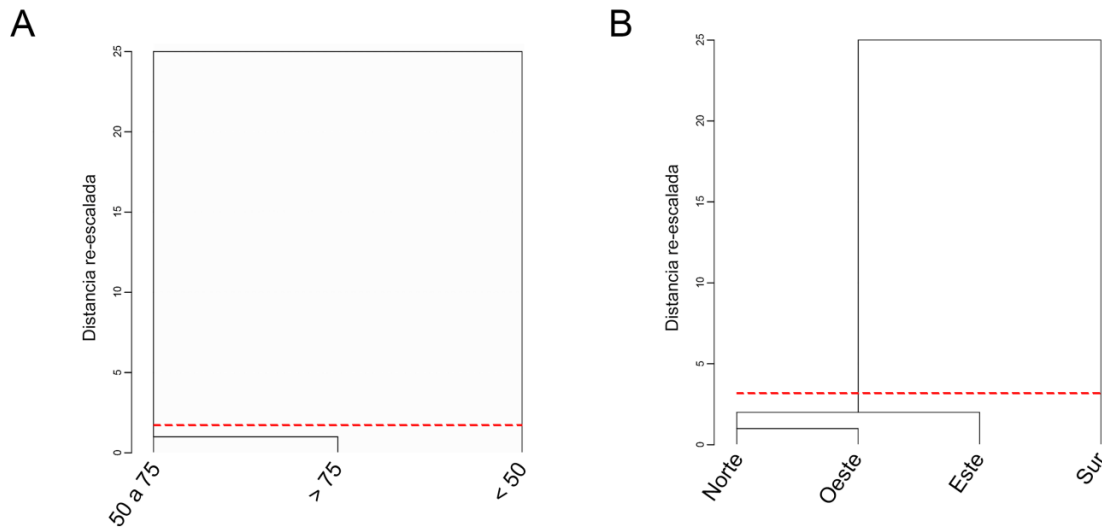


Figura 8.10. Dendrograma basado en presencias y ausencias con el índice de Jaccard. **A.** Huella Humana. Los valores más elevados indican una mayor presión antrópica, y viceversa. **B.** Orientación.

En términos del estatus de las especies identificadas en esta investigación (Tabla 6.1), para la abundancia de las especies exóticas es determinante el microhábitat, la altitud, la pendiente y la huella humana. La abundancia de las especies nativas se asocia con el microhábitat, la temperatura, la altitud y la huella humana, y la pendiente se encuentra en el límite (p -valor = 0,050). En todas estas relaciones, la riqueza de especies nativas tiene un peso mayor que la de las especies exóticas, debido a que estas últimas presentan unos valores bajos. La riqueza de especies exóticas es cero en el 27% de las 159 muestras analizadas. El 45,9% de las muestras presenta entre una y dos especies exóticas, el 23,3% tiene entre tres y cuatro especies, y únicamente el 3,8% del total de puntos muestreados presenta cinco o más especies exóticas. En el caso de las especies exóticas, la riqueza se relaciona principalmente con el microhábitat. Por otro lado, la diversidad de las especies exóticas no se relaciona con ninguna variable ambiental excepto con el microhábitat y la orientación, lo que muestra que los datos de las especies nativas son los que dominan los patrones generales identificados para la diversidad de los Colémbolos.

Las especies exóticas son más habituales en términos de diversidad en terrazas con vegetación y playas que carecen de fisuras geotermas, es decir, las playas y sus zonas adyacentes, mientras que las especies nativas muestran mayor diversidad en zonas con vegetación (terrazas y laderas), y se observan valores intermedios para los suelos ornitogénicos y las playas no geotermas (Figura 8.11). Estas especies son menos frecuentes en zonas geotermas y suelos sin vegetación. Los datos atípicos son numerosos, principalmente en las especies exóticas. La diversidad de especies exóticas y

nativas disminuye según incrementa la temperatura del suelo, pero al tener una presencia menor de especies exóticas en determinados rangos de temperatura, hay muchos más datos atípicos y los valores medios de diversidad son bajos (todas las medianas son cero) (Figura 8.11). Las especies exóticas presentan una mayor diversidad en torno a los 10 a 20° C, y las especies nativas alcanzan la mayor diversidad en temperaturas antárticas habituales (<10° C), con un ligero incremento en temperaturas intermedias cálidas (20 a 40° C) (Figura 8.11).

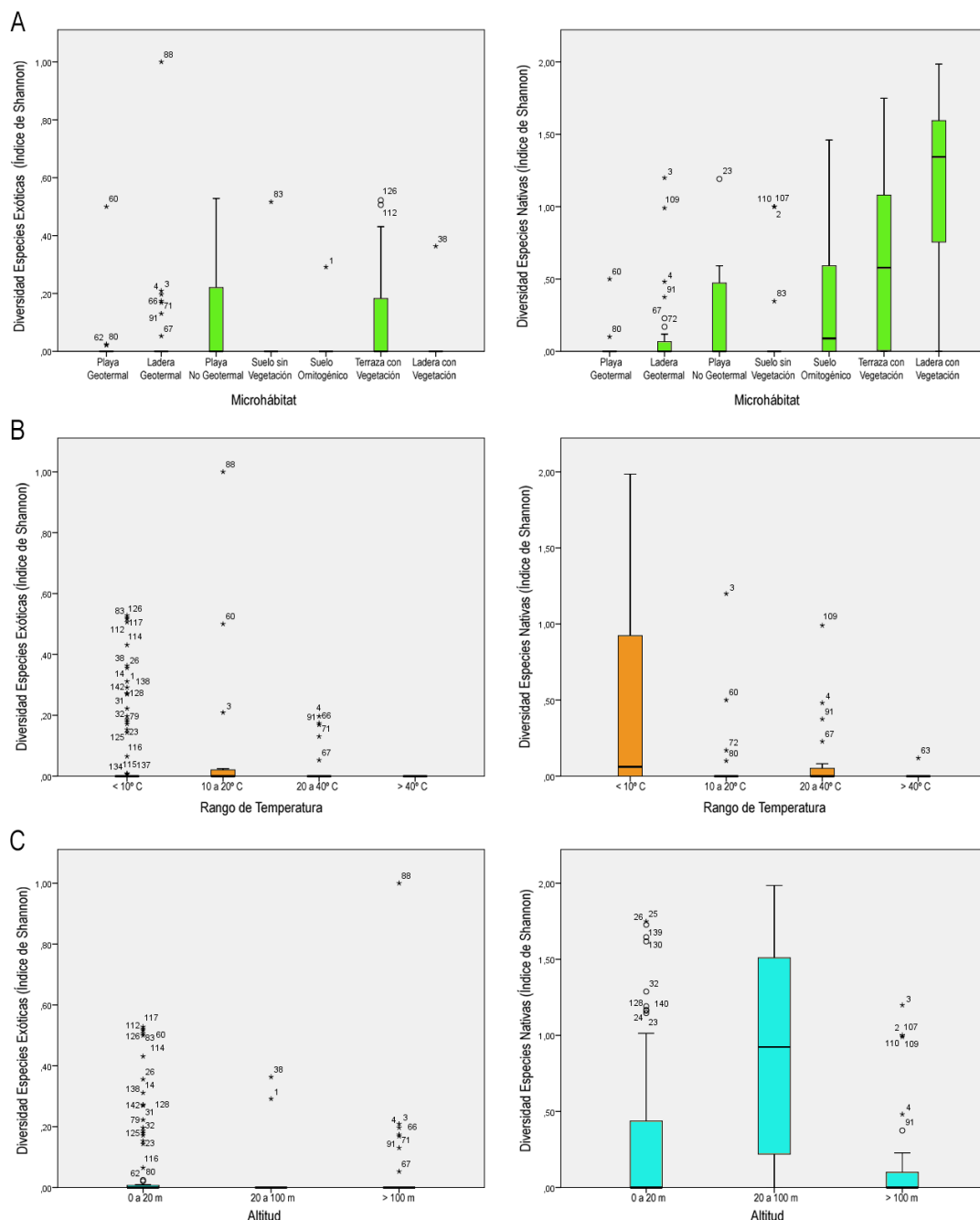


Figura 8.11. Diagramas de cajas para la diversidad de especies exóticas (figuras de izquierda) y nativas (figuras de derecha) en relación a los parámetros ambientales. **A.** Microhábitats. **B.** Temperatura. **C.** Altitud.

El patrón observado para la altitud en las especies exóticas no es tan claro, debido a que todas las medianas son cero y se obtienen muchos datos atípicos, aunque parece que las zonas medias

presentan una menor concentración de datos (Figura 8.11). Para las especies nativas, el patrón adquiere forma de domo, por lo que las diversidades máximas se alcanzan en altitudes intermedias (20 a 100 m) (Figura 8.11). En la Figura 8.12 se observa que las especies exóticas son más diversas en zonas con baja pendiente (playas y terrazas), mientras que las especies nativas muestran mayor diversidad promedio en zonas con cierta pendiente. Los Colémbolos parecen tener una menor preferencia por las zonas con pendientes intermedias, con inclinaciones entre 5 y 10°.

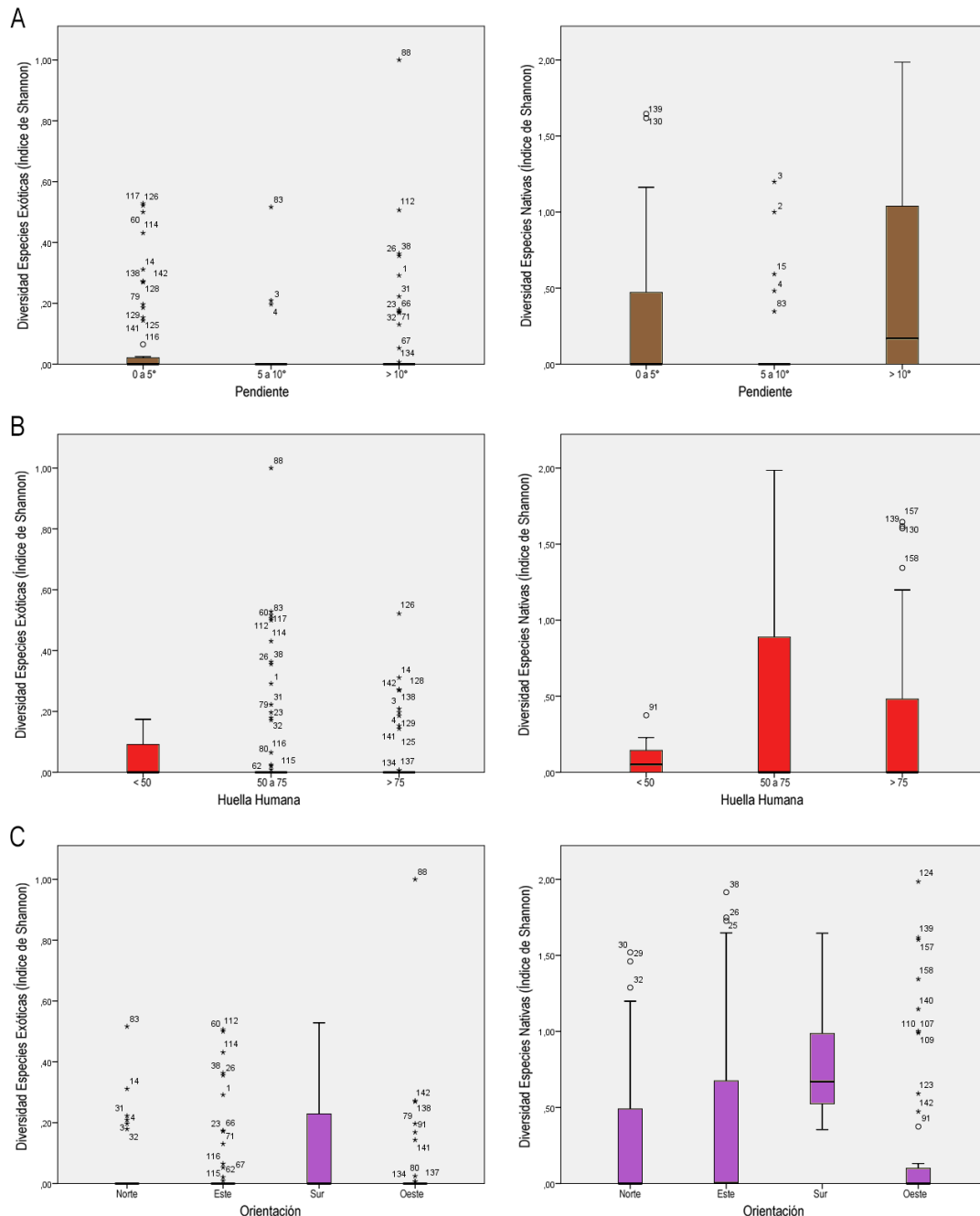


Figura 8.12. Diagramas de cajas para la diversidad de especies exóticas (figuras de izquierda) y nativas (figuras de derecha) en relación a los parámetros ambientales. **A.** Pendiente. **B.** Huella Humana. Los valores más elevados indican una mayor presión antrópica, y viceversa. **C.** Orientación.

En general, las especies exóticas muestran una diversidad mayor en zonas con poca huella humana (< 50) y se reduce en el resto de sitios con más influencia humana, observándose muchos

datos atípicos y siendo la mediana cero (Figura 8.12). La mediana de la diversidad de las especies nativas se reduce al incrementarse la huella humana, sin embargo, aumenta la dispersión en las categorías 50 a 75 y > 75 , con algunos datos de diversidad muy elevados (Figura 8.12).

Finalmente, tanto las especies exóticas como las nativas son más comunes en las orientaciones sur, que en el caso de la Antártida se corresponden con zonas de umbría en las que las bajas temperaturas son más habituales y la oscilación térmica diaria es menor. Las orientaciones norte y oeste son las menos explotadas por los Colémbolos (Figura 8.12).

A continuación, se analizan pormenorizadamente los microhábitats y la temperatura como dos factores destacados que tienden a explicar la distribución de Colémbolos en la Isla Decepción, debido a que muestran una fuerte correlación significativa.

8.2.2.1. Influencia de los microhábitats en las especies de Colémbolos registradas

Con respecto a la localización de las especies en función del tipo de microhábitat muestreado, se observa que las especies exóticas tienden a ocupar con menor frecuencia las zonas con vegetación en ladera, los suelos ornitogénicos y los suelos sin vegetación (Tabla 8.5 y Figura 4 del Anexo 4). Estas especies únicamente serían dominantes en cuanto a la riqueza total en las playas con fisuras geotermales. Por el contrario, las especies nativas aparecen en mayor proporción en cuanto a la cantidad de especies presentes en el resto de microhábitats considerados en este estudio.

A nivel específico, se observa que la especie exótica *H. viatica* alcanza densidades elevadas en las anomalías geotérmicas en playas y las terrazas con vegetación, debido a que son los dos hábitats donde suele estar presente y prospera mejor (Tabla 8.5). Esto se debe a que *H. viatica* se encuentra habitualmente formando grandes agregaciones en hábitats costeros (MERTENS & BOURGOIGNIE, 1975). Las anomalías geotérmicas en laderas y las playas sin fisuras geotermales están dominadas por especies nativas. Destaca la presencia de la especie *C. a. antarcticus* (25008) en las laderas con fisuras geotermales, lo cual se relaciona con la temperatura, tal y como se comenta más adelante. La densidad de Colémbolos en suelos sin vegetación y playas no geotermales es baja. En los suelos ornitogénicos hay determinadas especies nativas que prosperan muy bien, tales como *F. octooculata* (1734) y *C. a. antarcticus* (1310) (Tabla 8.5). La especie *A. brucei* se concentra mayoritariamente en playas y zonas aledañas (terrazas con vegetación), pero unos pocos individuos aparecen en laderas con vegetación y anomalías geotérmicas en laderas (Tabla 8.5). Por lo tanto, parece que se trata de una especie que no está tan especializada en la línea de costa como se pensaba (TILBROOK, 1967a; GREENSLADE & VAN KLINKEN, 1994; GREENSLADE, 2006).

		ESPECIES															Riqueza de especies por microhábitat (Ex/Nat)
		<i>Ceratophysella succinea</i> ⁺	<i>Hypogastrura viatica</i> ⁺	<i>Friesea grisea</i>	<i>Friesea woyciechowskii</i>	<i>Deuteraphorura cebennaria</i> ⁺	<i>Protaphorura fimata</i> ⁺	<i>Mesaphorura macrochaeta</i> ⁺	<i>Tullbergia mixta</i>	<i>Archisotoma brucei</i>	<i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i>	<i>Cryptopygus badasa</i>	<i>Folsomotoma octooculata</i>	<i>Folsomotoma punctata</i>	<i>Mucrosomia caeca</i>	<i>Proisotoma minuta</i> ⁺	
HÁBITAT	Playa geotermal	82	40793	0	0	0	0	0	0	306	0	0	0	0	0	0	3 (2/1)
	Ladera geotermal	0	63	0	0	0	0	0	0	4	25008	148	60	32	25	549	8 (2/6)
	Playa no geotermal	0	491	0	0	0	0	0	0	1596	55	27	7	0	7	0	6 (1/5)
	Suelo sin vegetación	0	396	0	0	0	0	0	7	0	143	24	7	3	3	7	8 (2/6)
	Suelo Ornitogénico	0	24	898	0	0	0	0	146	0	1310	49	1734	24	12	0	8 (1/7)
	Terraza con vegetación	0	28078	7	14	3	0	143	757	5823	345	1760	194	3	491	0	12 (3/9)
	Ladera con vegetación	0	0	339	6	0	11	0	954	6	23	471	442	23	6	0	10 (1/9)
Número de hábitats ocupados por la especie*		1	6	3	2	1	1	1	4	5	6	6	6	5	6	2	
		R	E	Int	Int	R	R	R	Int	Int	E	E	E	Int	E	Int	

Tabla 8.5. Riqueza y densidad de Colémbolos por hábitat muestreado. *: E = Eurioica (≥ 6 hábitats) / Int = Intermedia (2-5 hábitats) / R = Rara (1 hábitat). +: Especies exóticas. Ex = Exótica, Nat = Nativa.

El grupo de las especies consideradas eurioicas (Tabla 8.5), es decir, aquellas que se encuentran en seis microhábitats o más, incluyen una especie exótica y cuatro nativas, lo que indica que un tercio de las especies explotan casi todos los hábitats de la isla. Las especies nativas parecen explotar diferentes ambientes en la Isla Decepción, como sucede en la Isla Barrientos (Capítulo 7). Las especies consideradas raras son todas exóticas con presencias puntuales en determinados microhábitats, fundamentalmente en playas geotermas, anomalías geotérmicas en laderas y terrazas con vegetación. Estas especies consideradas raras, parecen ser especies que acaban de llegar a la Isla Decepción y que únicamente se han establecido en ambientes propicios muy concretos. La especie exótica *C. succinea* se recolectó por primera vez en 2015 en esta isla en la zona geotermal del Lago Kroner, constituyendo ésta la primera cita para toda la región Antártica. Esto parece apuntar a un establecimiento reciente, aunque sería conveniente realizar nuevos estudios para tratar de ver si está presente en otras áreas de Isla Decepción. La densidad de la especie también sugiere que se trata de una población viable, puesto que no se trata de un ejemplar aislado. Las especies *M. macrochaeta* y *D. cebennaria* también se habrían establecido en la isla recientemente ya que fueron registradas por primera vez en 2010 (GREENSLADE *et al.*, 2012), mientras que la especie *P. fimata* se registró por

primera vez en el año 1984 (GREENSLADE & WISE, 1984). Estas cuatro especies se han establecido en la Antártida durante los siglos XX y XXI (Tabla 5.1), correspondiendo sus primeras citas a diferentes localidades todas ellas situadas en las regiones de las islas subantárticas y la Antártida marítima. Indicar finalmente que estos resultados son parciales, dado que únicamente reflejan los muestreos realizados en este estudio, por lo que es posible que estas especies aparezcan en otros microhábitats en futuras campañas de trabajo de campo que se desarrollen en la isla.

8.2.2.2. Influencia de la temperatura del suelo en las especies de Colémbolos registradas

En referencia a los cuatro rangos de temperatura analizados en esta tesis doctoral (Tabla 8.6), se constata que *H. viatica* es la única especie exótica euriterma, mientras que entre las especies nativas se encuentran tres especies euritermas: *A. brucei*, *C. a. antarcticus* y *C. badasa* (Tabla 8.6).

ESPECIES	RANGO DE TEMPERATURA				Número de rangos ocupados por la especie*	
	0-10° C	10-20° C	20-40° C	> 40° C		
<i>Ceratophysella succinea</i> +	0	91	0	0	1	Est
<i>Hypogastrura viatica</i> +	8591	45338	5	136	4	Eur
<i>Friesea grisea</i>	138	0	0	0	1	Est
<i>Friesea woyciechowskii</i>	5	0	0	0	1	Est
<i>Deuteraphorura cebennaria</i> +	1	0	0	0	1	Est
<i>Protaphorura fimata</i> +	2	0	0	0	1	Est
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> +	43	0	0	0	1	Est
<i>Tullbergia mixta</i>	410	0	0	0	1	Est
<i>Archisotoma brucei</i>	1981	115	184	9	4	Eur
<i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i>	266	4075	31503	755	4	Eur
<i>Cryptopygus badasa</i>	625	6	198	9	4	Eur
<i>Folsomotoma octooculata</i>	286	49	45	0	3	Int
<i>Folsomotoma punctata</i>	8	42	10	0	3	Int
<i>Mucrosomia caeca</i>	151	42	0	0	2	Int
<i>Proisotoma minuta</i> +	2	6	769	0	3	Int
Riqueza por rango (Ex/Nat)	14 (6/8)	9 (4/5)	7 (2/5)	4 (1/3)		

Tabla 8.6. Riqueza y densidad de Colémbolos por rango de temperatura. *: Eur = Euriterma (4 rangos) / Int = Intermedia (2-3 rangos) / Est = Estenoterma (1 rango). Ex = Exótica, Nat = Nativa.

Las especies consideradas intermedias se caracterizan por la presencia de una especie exótica (*P. minuta*) y tres especies nativas (*M. caeca*, *F. octooculata* y *F. punctata*). El grupo de especies restantes (7) se consideran estenotermas, ya que únicamente se encuentran en un rango de temperatura, en una relación de cuatro exóticas y tres nativas (Tabla 8.6). La máxima riqueza de especies se localiza en las zonas con un rango de temperatura por debajo de 10° C. Se observa que la riqueza de especies descende según incrementa la temperatura (Tabla 8.6). La densidad media para todas las especies es baja por encima de 20° C, excepto para las especies *C. a. antarcticus* y *P. minuta*, cuya densidad

máxima se sitúa entre los 20 y 40° C (Tabla 8.6). La mayoría de las especies registradas en este trabajo presentan una densidad máxima por debajo de 10° C, salvo las excepciones citadas anteriormente junto con la especie nativa *F. punctata*, y las especies exóticas *H. viatica* y *C. succinea*. La clasificación de las especies se refiere únicamente al muestreo realizado en esta investigación en ciertas localizaciones de Isla Decepción, y por lo tanto las especies seguramente estén presentes en otros rangos de temperatura en otras localidades antárticas o de otras regiones del planeta al margen de los estrictamente observados en esta tesis doctoral.

Como sucede para las especies en conjunto, la diversidad es mayor en las zonas con temperaturas habituales en la Antártida (< 10° C). En las zonas más calientes (> 40° C), encontramos las especies nativas *A. brucei* (1 ejemplar), *C. a. antarcticus* (83 individuos) y *C. badasa* (1 individuo) y la especie exótica *H. viatica* (15 individuos). Por lo tanto, parece que *C. a. antarcticus* y *H. viatica* son las dos especies que mejor toleran estas condiciones extremas, ya que la presencia de un único ejemplar para las otras dos especies implica que el dato sea menos concluyente. A nivel global, la diversidad siempre es mayor para las especies nativas, especialmente en la categoría < 10° C. Estas especies son más comunes en las zonas con anomalías geotermales (Figura 8.11), excepto en el caso de la categoría 10 a 20° C, donde la diversidad de especies exóticas incrementa como consecuencia de la presencia habitual de la especie *H. viatica* con densidades notables, junto con alguna otra especie exótica, *C. succinea*, o *P. minuta* secundariamente (Figura 5 del Anexo 4).

En la Figura 8.13 se analiza el patrón de distribución de las familias de Colémbolos obtenidas en la presente tesis doctoral en función de los rangos de temperatura analizados.

En relación a la familia Hypogastruridae la especie euriterma *H. viatica* se concentra en temperaturas bajas (< 10° C), y ligeramente calientes (10-20° C) como *C. succinea*.

Las familias Neanuridae y Onychiuridae son las menos abundantes en la isla, encontrándose únicamente en el rango de temperaturas habitual para la Antártida, es decir, por debajo de los 10° C (Figura 8.13), esto se debe a que las especies que forman parte de estas familias son euedáficas en su gran mayoría (Tabla 6.1), es decir, se localizan en las capas más profundas del perfil edáfico por lo que no toleran un incremento en la temperatura del suelo. Sin embargo, las especies atmobias y hemiedáficas que habitan en la superficie del suelo y la vegetación toleran temperaturas más elevadas que las anteriores (THIBAUD, 1977a, 1977b; MALMSTRÖM, 2008; VAN DOOREMALEN *et al.*, 2013). Así, la familia Hypogastruridae está presente en los cuatro rangos de temperatura, y en abundancia en los dos primeros (Figura 8.13).

La familia Isotomidae también se encuentra en los cuatro rangos de temperatura, con mayor abundancia en temperaturas calientes (20-40° C), especialmente los géneros *Cryptopygus* y

Proisotoma (Figura 8.13). La especie *A. brucei* sigue un patrón parecido a *H. viatica*. En las zonas de temperaturas por encima de 20° C estas dos especies se localizan en pocas muestras y con bajas densidades (Tabla 8.6).

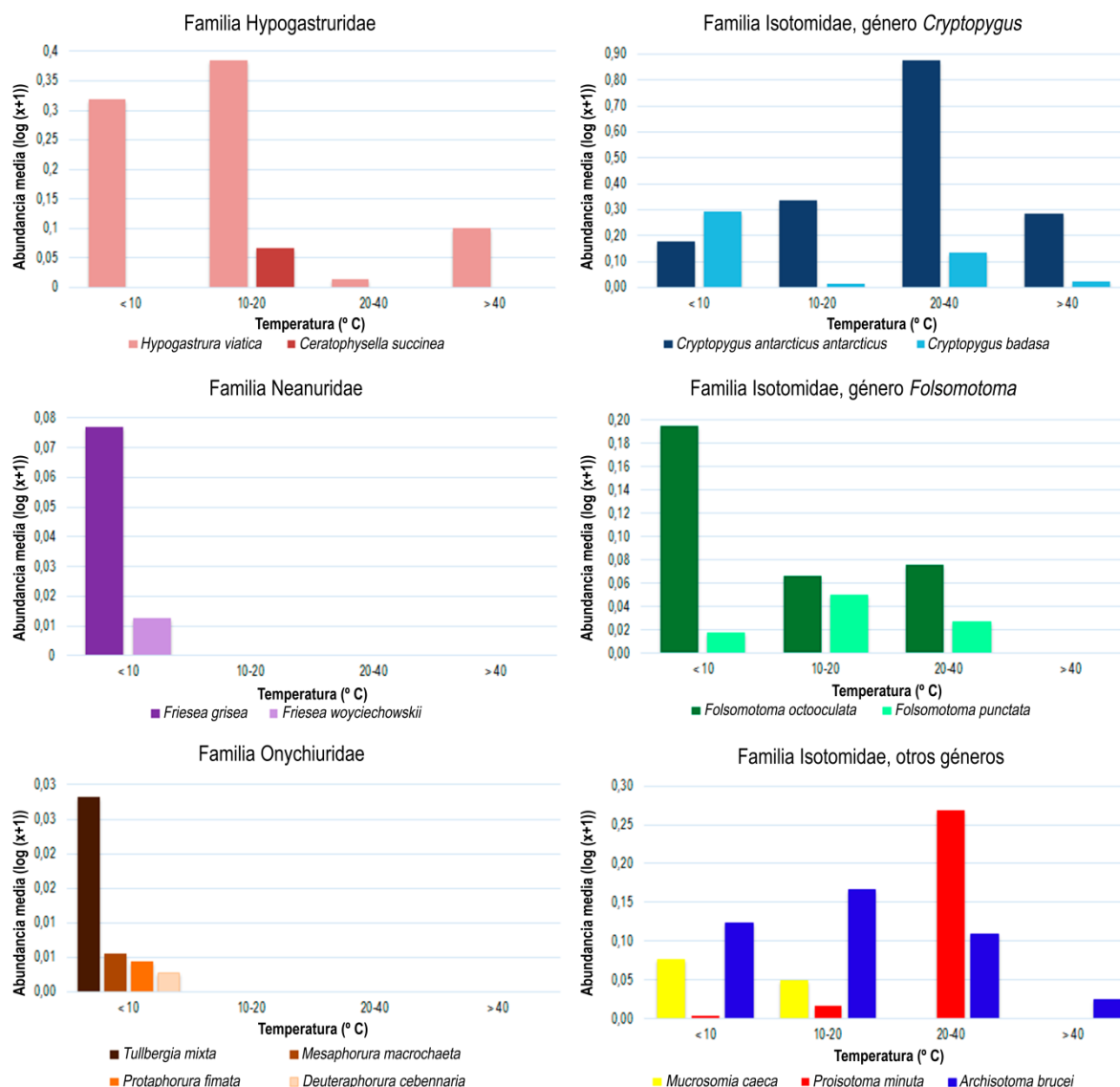


Figura 8.13. Abundancia de Colémbolos por familia con respecto a los intervalos de temperatura analizados. La familia Isotomidae se ha dividido en los géneros obtenidos en este estudio para facilitar su interpretación. Se aportan los datos del logaritmo de la abundancia.

En el rango de temperatura comprendida entre los 20 a 40° C, destaca la presencia de la especie *C. a. antarcticus* (Figura 8.13), aunque al tratarse de una especie euriterma tiene presencia en las cuatro categorías de temperatura analizadas (Tabla 8.6 y Figura 8.13). Esta especie se encuentra bien aclimatada a las bajas temperaturas de la Antártida (SØMME, 1981; HAYWARD *et al.*, 2001, 2003). Sin embargo, es capaz de acomodar su punto de supercongelación en respuesta a las variaciones de temperatura del medio edáfico mediante la muda o ecdisis (WORLAND & CONVEY, 2001; PURAĆ *et al.*, 2008), aunque su óptimo de temperatura se encuentre entre los 20 a 40° C en este estudio (Figura

8.13). Por lo tanto, *C. a. antarcticus* presenta una considerable tolerancia al calor tal y como se demuestra en esta investigación, posiblemente bastante por encima de los 30° C propuestos por diferentes autores (SLABBER *et al.*, 2007; EVERATT *et al.*, 2013) (Figura 5 del Anexo 4).

Otras especies con presencias en zonas con temperaturas calientes (> 20° C) son *C. badasa*, *F. octooculata*, *F. punctata* y *P. minuta*. La especie *P. minuta* presenta las poblaciones mayoritarias en el rango de temperatura comprendido entre los 20 a 40° C (Figura 8.13), lo cual es lógico dado que se trata de una especie termófila (ПОТАПОВ, 2001).

Hay que tener en cuenta que la tolerancia a la temperatura puede variar entre diferentes estadios de desarrollo para la misma especie, y entre especies cercanas. De ahí que los estadios juveniles de Colémbolos sean más sensibles al calor que los adultos (CHRISTIANSEN, 1964), lo cual podría explicar la ausencia de ejemplares en ciertas muestras, debido a la baja presencia de individuos adultos en las mismas.

A modo de recapitulación, en este capítulo se constata que la mayor riqueza de especies de Colémbolos se encuentra en zonas con: vegetación (terrazas y laderas), temperaturas antárticas habituales (<10° C), altitud intermedia (20 a 100 m), pendiente elevada (>10°), presión antrópica baja y orientaciones sur. En términos de diversidad, las especies exóticas son más habituales en las playas y sus zonas adyacentes, mientras que las especies nativas muestran mayor diversidad en zonas con vegetación (terrazas y laderas). La diversidad de especies exóticas y nativas en la Isla Decepción disminuye según incrementa la temperatura del suelo.

La especie exótica más común en Isla Decepción es *H. viatica*. Esta especie tiene un elevado potencial para establecerse en diferentes microhábitats, pudiendo colonizar tanto suelos sin vegetación como alfombras de briófitos, formando grandes agregaciones de individuos especialmente en anomalías geotérmicas en playas y las terrazas con vegetación. Esta especie es la única especie exótica euriterma de todas las analizadas para la isla. La otra especie exótica de la familia Hypogastruridae, *C. succinea*, es la primera vez que se registra en la isla, en concreto en anomalías geotérmicas en playas.

La especie nativa *C. a. antarcticus* es común en la Isla Decepción con la mayor densidad registrada en las laderas con fisuras geotermales, lo cual se relaciona con el hecho de que sus poblaciones son las mayoritarias en temperaturas intermedias calientes (20-40° C). La especie nativa *A. brucei* se concentra fundamentalmente en playas y terrazas con vegetación, pero también aparece en laderas con vegetación y anomalías geotérmicas en laderas, confirmando que no se localiza exclusivamente en hábitats litorales. Ambas especies son euritermas para las localidades analizadas.

CAPÍTULO 9

LOS COLÉMBOLOS COMO INDICADORES DEL IMPACTO HUMANO EN LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA



En este capítulo se presentan dos investigaciones en las que los Colémbolos se han utilizado como una herramienta más a la hora de estudiar diferentes impactos derivados de la presencia humana en la Antártida. En el primer caso de estudio, se analiza la relación entre el impacto humano directo a través del pisoteo y las comunidades de Colémbolos en senderos turísticos antárticos de la Isla Barrientos. En el segundo, se evalúa un posible impacto secundario sobre las poblaciones locales de invertebrados generado a través de la introducción de una especie de flora exótica en Punta Cierva. Los resultados obtenidos permiten discutir las recomendaciones de visita propuestas para Isla Barrientos, y los protocolos para la erradicación de especies exóticas que logran establecerse en localidades antárticas.



El conocimiento científico del impacto derivado de las actividades humanas constituye una herramienta valiosa para diseñar medidas de gestión que ayuden a mitigar dicho impacto. Una de las actividades humanas que genera un impacto ambiental notable son las visitas de los turistas cada año a la Antártida, especialmente marítima (BASTMEIJER & ROURA, 2004). Dentro de la Antártida marítima, la Isla Barrientos constituye un enclave de los más visitados, después de la Isla Cuverville, con 8663 visitantes durante la campaña 2016 (Figura 2.3). En contraposición, Punta Cierva recibió 629 visitantes, un dato sensiblemente menor al de Isla Barrientos (INTERNATIONAL ASSOCIATION OF ANTARCTICA TOUR OPERATORS, 2016). En ambos enclaves se desarrollan los estudios de impacto que son descritos en el presente capítulo.

Para preservar los excepcionales valores naturales de la Antártida se han adoptado diferentes acuerdos a nivel internacional. El punto de partida se establece con la firma en el año 1959 del Tratado Antártico, y el Protocolo para la Protección del Medio Ambiente o Protocolo de Madrid, ratificado en 1998. Ambos acuerdos aseguran la protección de la Antártida, debido a que se suspenden temporalmente todas las demandas territoriales que hasta entonces existían por parte de naciones como Argentina, Australia, Chile, Francia, Nueva Zelanda, Noruega y Reino Unido, y por lo tanto las actividades se centran en la investigación científica con fines pacíficos. El Protocolo para la Protección del Medio Ambiente del Tratado Antártico es el documento principal que regula la protección del medio ambiente en la Antártida y estipula que: *"La protección del medio ambiente antártico y los ecosistemas dependientes y asociados, así como del valor intrínseco de la Antártida, incluyendo sus valores de vida silvestre y estéticos y su valor como área para la realización de investigaciones científicas, en especial las esenciales para la comprensión del medio ambiente global, deberán ser consideraciones fundamentales para la planificación y realización de todas las actividades que se desarrollen en el área del Tratado Antártico"*. El Anexo V de este Protocolo establece la protección y gestión de las zonas antárticas, es decir, las Zonas Antárticas Especialmente Protegidas (ZAEP) y las Zonas Antárticas Especialmente Administradas (ZAEA). Los planes de gestión tienen el objetivo de proteger los valores especiales de las ZAEP y las ZAEA mediante la regulación de las actividades humanas. Por lo tanto, estos documentos establecen las condiciones que garantizan el acceso a esas áreas, la restricción de determinadas actividades en el espacio y en el tiempo, la localización de las bases científicas o los requerimientos para la eliminación de residuos. El Anexo I del Protocolo establece los requerimientos que garanticen la evaluación del impacto sobre el medio ambiente, analizando las posibles consecuencias de las actividades realizadas, incluyendo las caminatas de los visitantes. El Anexo II del Protocolo establece las medidas para la conservación de la fauna y flora antárticas, reflejando las medidas encaminadas a evitar la introducción de especies y enfermedades no autóctonas (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2009a; 2009b; 2009c; TIN *et al.*, 2009; TEJEDO *et al.*, 2014).

Por otro lado, las directrices de visita aprobadas por las Partes en la Reunión Consultativa del Tratado Antártico aportan una lista de los sitios que constituyen un foco principal para los turistas. De esta manera, se garantiza que la gestión de los visitantes dentro de estos sitios se adapte a su valor medioambiental, reconociendo la necesidad de que los operadores turísticos y los propios turistas dispongan de orientación práctica sobre la forma de llevar a cabo sus actividades en dichos sitios.

Además de todos los instrumentos legales comentados, se desarrollan una serie de códigos de conducta relevantes para la conservación de los suelos y de las formas de vida en la Antártida. También hay una serie de guías específicas desarrolladas por las operadoras turísticas de la Antártida ("International Association of Antarctica Tour Operators") junto con las Partes del Tratado Antártico. Estos documentos indican cómo los guías turísticos deben gestionar las visitas, en términos de valores medioambientales. Finalmente, los Códigos de Conducta para la investigación científica terrestre de campo, desarrollados por el Comité Científico para la Investigación en la Antártida ("Scientific Committee on Antarctic Research", SCAR) aporta las recomendaciones de cómo los científicos y el personal asociado deben desarrollar las actividades científicas para minimizar su impacto ambiental.

9.1. EVALUACIÓN DEL IMPACTO TURÍSTICO EN SENDEROS DE ISLA BARRIENTOS

Esta investigación pretende determinar el estado de conservación de los dos principales senderos utilizados por los visitantes en la Isla Barrientos, para proponer las medidas de gestión más adecuadas para la preservación de sus valores naturales.

9.1.1. ANTECEDENTES DE LA INVESTIGACIÓN

La Isla Barrientos se encuentra entre los 15 a 20 sitios más visitados de la Antártida. El número de visitas muestra una tendencia positiva al alza hasta la campaña 2007, con una cierta caída en los últimos años (Figura 9.1).

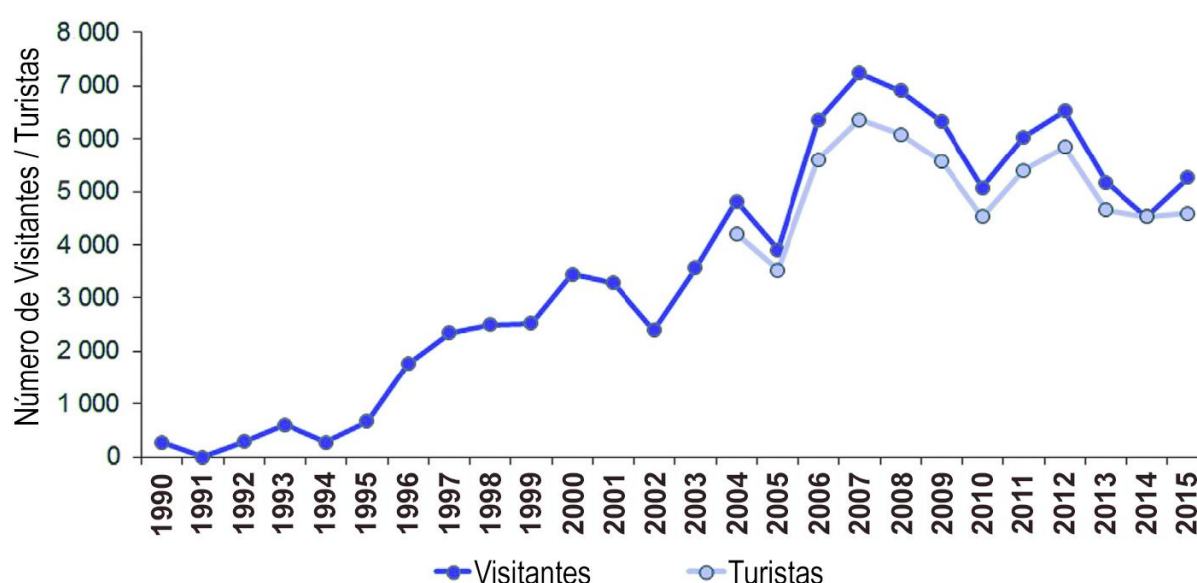


Figura 9.1. Evolución en el número de visitantes y turistas en la Isla Barrientos (campañas 1990 a 2015). Las visitas incluyen los guías turísticos, los miembros de personal de las expediciones y los turistas. Datos obtenidos de INTERNATIONAL ASSOCIATION OF ANTARCTICA TOUR OPERATORS (2015).

Existe una guía de conducta para visitantes de la Secretaría del Tratado Antártico, que fue adoptada en la Reunión Consultativa del Tratado Antártico (RCTA) del año 2005, tras la validación por el Comité para la Protección del Medio Ambiente, que incluye la señalización de áreas vedadas al paso por sus valores biológicos (zonas de anidamiento de los petreles gigantes antárticos, enclaves incluidos en programas de seguimiento de pingüinos Barbijo, zonas de acceso al mar de pingüinos Papúa, zonas de vegetación sensible al pisoteo), una recomendación sobre el número máximo de personas en tierra al unísono y un período de descanso para la fauna local. Además de estas medidas, el Comité para la Protección del Medio Ambiente propuso adoptar un nuevo sendero en la Isla Barrientos (sendero inferior), que reemplazara el sendero utilizado tradicionalmente por los visitantes (sendero superior), con el objetivo de minimizar la presión que se estaba ejerciendo sobre las alfombras de briófitos que

discurrir por la parte central de la isla. El nuevo sendero (inferior) discurre parcialmente a lo largo de un pequeño arroyo de deshielo, reduciendo *a priori* el contacto de los visitantes con los briófitos, y por lo tanto el impacto visual generado en el sendero superior. Durante la campaña 2012, investigadores españoles y ecuatorianos observaron cambios significativos en las alfombras de musgos de varios tramos de este nuevo sendero, debido al pisoteo de los turistas en la zona. En consecuencia, presentaron sus correspondientes informes en la siguiente RCTA. En base a esta información, el Comité para la Protección del Medio Ambiente asesoró a las Partes del Tratado Antártico proponiendo el cierre de ambos senderos y permitiendo únicamente actividades de seguimiento de los impactos registrados. Las Partes estuvieron de acuerdo con esta propuesta y aprobaron el cierre a través de la Recomendación 5 de esa RCTA (TEJEDO *et al.*, 2016).

Para obtener información científica de calidad para apoyar la toma de decisiones respecto a la gestión de ambos senderos, se llevó a cabo en el año 2013 un muestreo experimental en los senderos superior e inferior que recorren la isla (Figura 9.2).

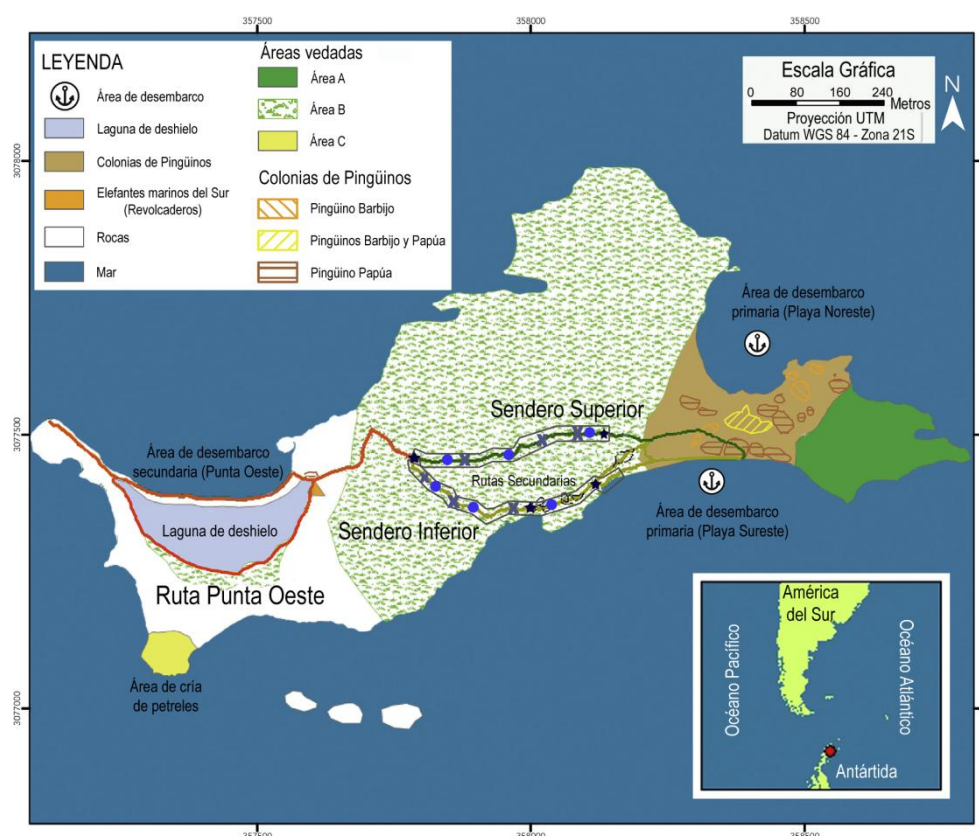


Figura 9.2. Mapa de la Isla Barrientos. Se observa la posición de los senderos superior e inferior. La resistencia a la penetración y la cobertura vegetal se registraron en la parte del sendero marcada como "Área vedada B". Se observan los puntos donde se colocaron sensores térmicos en el suelo (estrellas negras), los puntos donde se obtuvieron las muestras para el análisis de variables edáficas (círculos azules) y las zonas donde se tomaron las muestras de fauna edáfica (aspas grises).

El objetivo consistía en determinar qué sendero presentaba una mayor vulnerabilidad frente al pisoteo, así como obtener una primera base de datos que permitiera el seguimiento del estado de los

misimos y el análisis de su posible recuperación. El sendero superior (750 m de longitud) discurre por el límite exterior de las alfombras de musgos que se encuentran en la parte central de la isla y cruza alguna colonia de pingüinos. El sendero inferior (650 m de longitud) discurre por las playas del sur, parcialmente a lo largo de un pequeño arroyo de deshielo, y evita las colonias de pingüinos, pero atraviesa las alfombras de briófitos.

En ambos senderos se analizaron una serie de variables que son resumidas en la Tabla 9.1. Los diseños de toma de muestras y los parámetros edáficos ya fueron descritos en el apartado 4.1 y 4.2 del Capítulo 4.

VARIABLE ANALIZADA	TIPO DE VARIABLE	NÚMERO DE MUESTRAS POR SENDERO Y DISTANCIA
pH	Físico-química	1
Conductividad eléctrica (mS/m)	Físico-química	1
Total Fósforo (ppm)	Físico-química	1
Total Nitrógeno (%)	Físico-química	1
Total Carbonatos ($\text{mg CO}_3 \cdot \text{g}^{-1}$)	Físico-química	1
Total Carbono Orgánico (%)	Físico-química	1
Relación C:N	Físico-química	1
Materia Orgánica (%)	Físico-química	1
Humedad del suelo (%)	Físico-química	3
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	Físico-química	3
Actividad de la β -glucosidasa ($\mu\text{mol (PNP)} \cdot \text{g}^{-1} \text{ suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Biológica	6
Actividad de la Ureasa ($\mu\text{mol (N-NH}_4^+) \cdot \text{g}^{-1} \text{ suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Biológica	6
Actividad de la Deshidrogenasa ($\mu\text{mol (INTF)} \cdot \text{g}^{-1} \text{ suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Biológica	6
Actividad de la Fosfatasa ($\mu\text{mol (PNP)} \cdot \text{g}^{-1} \text{ suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Biológica	6
Respiración basal del suelo ($\text{mg CO}_2 \cdot \text{Kg}^{-1}$)	Biológica	6
Carbono de la Biomasa Microbiana ($\mu\text{g C} \cdot \text{g}^{-1}$)	Biológica	3

Tabla 9.1. Variables analizadas en los senderos superior e inferior. La categoría "biológica" reúne las variables bioquímicas y microbiológicas. El muestreo se realizó tanto en el centro del sendero (0 m del centro del sendero) como en una zona de control (3 m del centro del sendero).

Se aplica la prueba U de Mann-Whitney para comparar las variables físico-químicas, bioquímicas y microbiológicas del suelo en los senderos superior e inferior, a 0 y 3 m. Se aplica la prueba de Wilcoxon para comparar dichas variables a 0 y 3 m utilizando pares de datos de ambos senderos. Además, se aplica una prueba de Kruskal-Wallis para comparar la resistencia a la penetración del suelo entre el centro del sendero y las dos áreas control a ambos lados del mismo.

9.1.2. RESULTADOS OBTENIDOS

Los resultados de los análisis de los senderos inferior y superior, muestran que la resistencia a la penetración en el sendero inferior es mayor que en el sendero superior, con unos valores de $1,32 \pm$

0,98 Kg/cm² y $1,19 \pm 0,39$ Kg/cm² respectivamente, sin embargo no se obtuvo una diferencia significativa entre ambos valores. La resistencia a la penetración adquiere unos valores bajos en el centro del sendero y en las áreas control de ambos senderos. Además, la zona del sendero superior más transitada por los visitantes (central) muestra una diferencia significativa (p -valor = 0,001), mientras que en el sendero inferior se observa una varianza elevada y no se obtiene una diferencia significativa (p -valor = 0,458) (Figura 9.3).

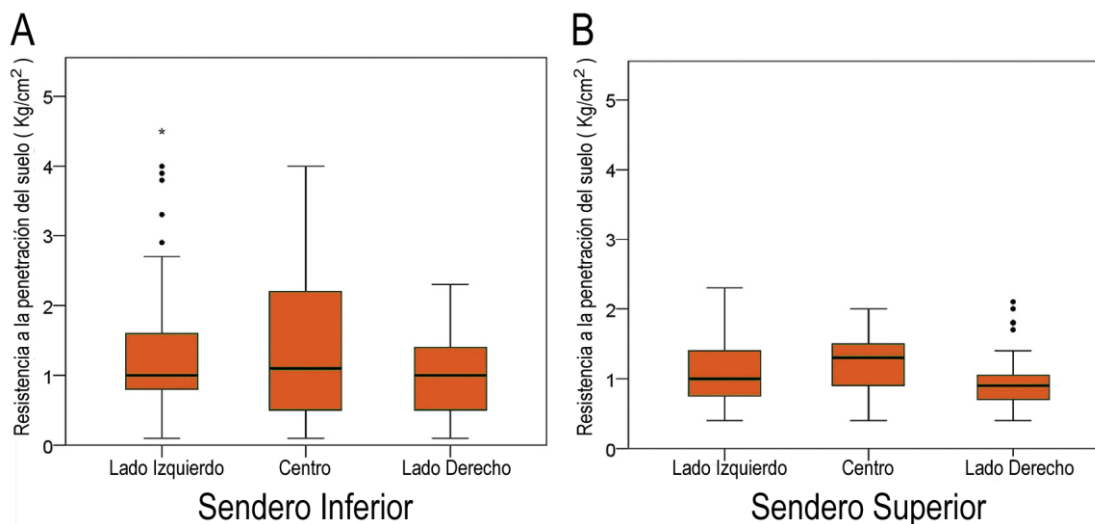


Figura 9.3. Diagrama de cajas mostrando la mediana y los inter-cuartiles de la resistencia a la penetración registrada en los senderos inferior y superior.

El sendero superior es más amplio que el sendero inferior, y muestra un marcado pisoteo con una menor presencia de áreas con barro (Figura 9.4). Además, la cobertura de hielo en el sendero superior es mayor, de manera que se protege parcialmente el suelo del efecto del pisoteo de los visitantes, lo que puede constituir una razón para la baja resistencia a la penetración obtenida. En el año 2009, el valor medio de resistencia a la penetración fue de 5,25 Kg/cm² en el centro del sendero superior, mientras que el valor en 2013 fue similar al de 2011, es decir, 1,43 Kg/cm² en el área de mayor impacto (TEJEDO *et al.*, 2012). En la campaña 2011, se produjo un descenso en el uso del sendero inferior. Los nuevos datos sugieren que la primera capa superficial de suelo observada en 2011 todavía está en proceso de recuperación.

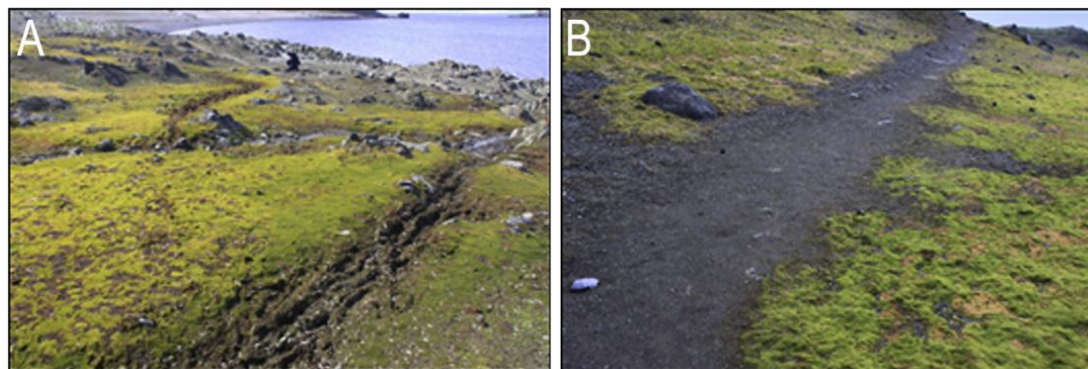


Figura 9.4. Aspecto de los senderos inferior y superior durante la campaña 2013. **A.** Sendero inferior. **B.** Sendero superior.

El sendero inferior suele estar anegado debido a la presencia del agua de deshielo de un arroyo cercano que se genera durante el verano austral. Como consecuencia, los visitantes esquivan esa ruta para evitar las zonas con presencia de barro, de manera que se forman rutas secundarias que afectan al entorno de las alfombras de briófitos. Este impacto físico constituye uno de más serios analizados en este estudio.

La temperatura media del suelo obtenida a lo largo de ambos senderos es parecida, $2,5 \pm 1,6^{\circ} \text{C}$ en el sendero inferior y $2,2 \pm 1,6^{\circ} \text{C}$ en el sendero superior. Las temperaturas mínima y máxima obtenidas fueron las mismas en ambos senderos, es decir, $-0,5$ y $6,5^{\circ} \text{C}$ respectivamente. La temperatura más alta registrada corresponde al 8 de febrero: $5,5^{\circ} \text{C}$ en el sendero inferior y $6,5^{\circ} \text{C}$ en el sendero superior, mientras que la temperatura más baja se registró el 5 de febrero: $0,5^{\circ} \text{C}$ y $1,5^{\circ} \text{C}$ respectivamente.

Con respecto a la composición del suelo, los resultados muestran que no existen diferencias significativas entre ambos senderos (Tabla 11 del Anexo 1, lado superior). El valor de pH obtenido indica una acidez moderada en los suelos del sendero superior y baja en el sendero inferior. El nivel de nutrientes básicos es mayor en el sendero inferior, a excepción de los carbonatos que están presentes en cantidades semejantes en ambos senderos (bajas). La humedad del suelo y la cantidad de materia orgánica obtenidas son elevadas en el sendero inferior (Tabla 11 del Anexo 1, lado superior). La relación Carbono:Nitrógeno indica un elevado grado de mineralización de la materia orgánica en el sendero superior, lo cual está en consonancia con el porcentaje de materia orgánica. La diferencia más destacada entre ambos senderos se encuentra en la humedad de suelo, dado que es mayor en el sendero inferior. El mismo patrón se observa en los suelos donde el pisoteo se emplea como control (por ejemplo en las muestras tomadas a 3 m de los senderos; Tabla 11 del Anexo 1, lado medio). En este caso, tampoco existen diferencias significativas entre ambos senderos. Además, no hay diferencias significativas entre los datos obtenidos a 0 y 3 m a cada lado del sendero (Tabla 11 del Anexo 1, lado inferior), excepto para la humedad del suelo. La humedad del suelo es una variable que se comporta de forma diferente a cada lado del sendero. Así, en el sendero inferior se observa una mayor humedad del suelo con respecto a las áreas circundantes, mientras que en el sendero superior se aprecia una tendencia diferente.

Las características físico-químicas del suelo son similares en ambos senderos para el área central (0 m) y control (3 m). Este resultado es esperable en ambas rutas, debido a que se encuentran muy cerca y localizadas sobre suelos de origen similar. La comparación entre el centro del sendero y las áreas control indica que la presencia y el uso de ambos senderos por parte de los visitantes no afecta a la mayoría de las propiedades básicas del suelo. La única diferencia significativa encontrada entre ambos senderos es la que se refiere a la humedad del suelo, que es mayor en el sendero inferior en

concordancia con la humedad aportada por el arroyo de deshielo. Por lo tanto, el pisoteo efectuado por los visitantes desencadena una denudación en la comunidad pero no genera zonas con barro.

En referencia a la respiración basal, la actividad de la fosfatasa y de la β -glucosidasa existen diferencias significativas entre el centro del sendero inferior y superior (Tabla 12 del Anexo 1). Para el resto de variables bioquímicas y microbiológicas analizadas no existen diferencias significativas entre ambos senderos. Esta misma tendencia se observa en las áreas control. En el sendero inferior todas las variables analizadas adquieren unos valores elevados a 3 m de distancia, excepto la actividad de la deshidrogenasa y la respiración basal del suelo. La actividad microbiana en el sendero superior a 0 m (punto central) es elevada para todos los parámetros excepto para la actividad de la deshidrogenasa y fosfatasa (Tabla 12 del Anexo 1).

Con respecto a las comunidades de briófitos identificadas en ambos senderos (Tabla 13 del Anexo 1), la asociación mayoritaria en el sendero inferior es *Sanionia-Warnstorfia* (30%, Figura 9.5), seguida de *B. pseudotriquetrum-S. uncinata* (23%), *P. crispa* (14%) y *S. uncinata-P. alpinum* (7%). Los alrededores del sendero inferior están ocupados por suelo sin vegetación (27%). El sendero superior está dominado por dos tipos de asociaciones: *S. georgicouncinata* (41%), y *S. uncinata-P. alpinum* (35%) (Figura 9.5). Los alrededores del sendero se caracterizan por la presencia de *P. crispa* (3%) y suelo sin vegetación (22%). La riqueza de la comunidad vegetal es elevada en el sendero inferior (cuatro comunidades frente a tres en el sendero superior).

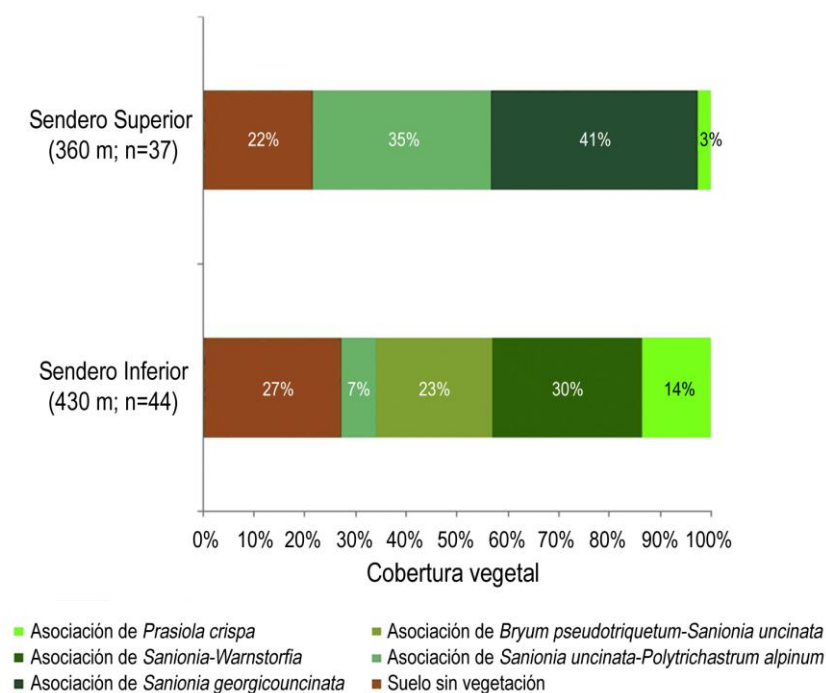


Figura 9.5. Cobertura vegetal media obtenida en los senderos superior e inferior.

La asociación de briófitos *S. uncinata*-*P. alpinum* es abundante en el sendero superior. Esta comunidad puede considerarse la más resistente frente al pisoteo ejercido por los visitantes en la Isla Barrientos. La asociación *B. pseudotriquetrum*-*S. uncinata* es común en el sendero inferior, y está ausente en el sendero superior. Esta comunidad se considera que posee una sensibilidad intermedia frente al pisoteo como consecuencia de su contenido medio en agua.

En el área de estudio, no se han detectado plantas vasculares o briófitos exóticos. En este caso, evaluar el carácter de establecimiento de una determinada especie puede resultar complicado debido al efecto de los agentes naturales (viento y ciclos de hielo-deshielo). Sin embargo, la gran cantidad de materia orgánica y la disponibilidad hídrica del sendero inferior indica que puede ser más propenso al establecimiento de especies exóticas que el sendero superior. Además, la presencia de un arroyo en el sendero inferior podría facilitar la dispersión de propágulos por efecto de lavado de las botas de los visitantes. Por otro lado, el hielo permanece más tiempo en el sendero superior actuando como una barrera física entre la primera capa del suelo y los visitantes, y por lo tanto se reduce el riesgo de invasión biológica en el sendero superior.

Con respecto a la fauna de Colémbolos, se han registrado cinco especies y 2284 individuos en ambos senderos (Tabla 14 del Anexo 1). La especie más abundante es *C. a. antarcticus* con 2252 individuos, seguida de *A. brucei* (24), *F. grisea* (4), *F. octooculata* (3) e *H. viatica* (1). El sendero inferior se caracteriza por presentar unas elevadas: abundancia (2186 frente a 98 individuos, donde *C. a. antarcticus* es la especie más abundante en ambos senderos), riqueza (cuatro frente a tres especies) y diversidad ($H' = 0,479$ frente a $0,441$). Sin embargo, la uniformidad es mayor en el sendero superior ($J = 0,278$ frente a $0,240$). La clara dominancia de la especie *C. a. antarcticus* en el sendero inferior se explica en base a la uniformidad. A nivel estadístico, no existen diferencias significativas entre ambos senderos en términos de abundancia de especies (p -valor = $0,05$). En el año 2009, únicamente se obtuvieron ejemplares de la especie *C. a. antarcticus* (573 individuos) en el sendero superior (Figura 4.2), mientras que el año 2013 en el mismo sendero las especies obtenidas fueron *F. bispinosa*, *F. grisea*, *C. a. antarcticus* y *F. octooculata*.

Todas las especies registradas en ambos senderos son nativas de la Antártida, excepto la especie *H. viatica* que es exótica. Esta especie se ha detectado en el sendero inferior, y también se ha registrado en la Isla Barrientos en campañas previas (62 individuos en la campaña 2011; Figura 7.2), lo cual induce a pensar que se ha establecido con éxito en la isla. *H. viatica* está clasificada como invasora en la Antártida (GREENSLADE & CONVEY, 2012), tanto en baja densidad como en grandes agregaciones (CONVEY *et al.*, 1999), pudiendo desarrollarse bajo el agua (WITTEVEEN & JOOSE, 1988). Este rasgo de su ciclo biológico implica una ventaja para establecerse en el sendero inferior, donde la humedad del suelo es elevada y hay más áreas encharcadas.

9.1.3. GESTIÓN DE LOS SENDEROS EN BASE A LOS PARÁMETROS ANALIZADOS Y LA COMPOSICIÓN DE COLÉMBOLOS

El sendero inferior presenta unos valores naturales destacados, con una riqueza vegetal mayor que el sendero superior, y mayores abundancia, riqueza y diversidad de Colémbolos. Además, la elevada humedad y concentración de materia orgánica observadas en el sendero inferior generan un ambiente adecuado para el establecimiento de especies invasoras. Por lo tanto, el sendero inferior parece más vulnerable al pisoteo.

El sendero superior parece que tiene una mayor capacidad de recuperación, dado que es menos diverso, en términos de composición faunística y florística, presenta comunidades menos vulnerables, la cobertura de hielos es mayor y además es difícil que aunque pase mucho tiempo el trazado se recupere completamente de forma autónoma, debido al impacto al que ha estado sometido. Por eso se recomienda usar ese sendero y no el inferior.

Todos los resultados obtenidos indican que adoptar el sendero inferior como el principal implica un nuevo impacto innecesario, a pesar de ser escogido con el objetivo de evitar el impacto visual generado en las alfombras de musgos del sendero superior. Por lo tanto, en vista de los resultados obtenidos, el uso del sendero superior genera un impacto general más bajo que el uso del sendero inferior. La utilización del sendero superior tiene la ventaja indirecta de que permite a los turistas visitar las colonias de pingüinos localizadas en la parte este de la isla. Esta ruta se aleja rápidamente de la playa, que constituye un área de acceso importante para los mamíferos marinos, y por consiguiente se reduce la interacción entre los visitantes y la fauna local, minimizando el estrés de dicha fauna. El tránsito de visitantes alrededor de las áreas de cría no debe suponer ningún problema si se respetan las guías para visitantes adoptadas en la Reunión Consultativa del Tratado Antártico del año 2005. De esta manera, podría ser suficiente con que los visitantes cumplan las recomendaciones de las guías, y sigan las indicaciones de un guía experto que les acompañe. La primera sección del sendero superior no está claramente delimitada, permitiendo a los guías y visitantes iniciar la ruta en aquellas áreas que afecten menos a los pingüinos, dependiendo de dónde estén ubicados en cada momento. Otra ventaja que proporciona el sendero superior es que el suelo ornitogénico localizado en la primera sección del mismo tiene una textura arenosa, con numerosas piedras en superficie, de ahí que la sensibilidad al pisoteo sea baja (TEJEDO *et al.*, 2016).

Una segunda alternativa sería prohibir el acceso a la parte media de la isla, limitando las visitas a las partes este y oeste de la misma. Esta opción no es adecuada debido a que desencadenaría tres consecuencias graves: 1) los impactos se centrarían en áreas con elementos muy sensibles (áreas de cría de pingüinos y elefantes marinos del sur, y playas donde se asientan dichos elefantes marinos), 2)

los visitantes no podrían disfrutar del paisaje dominado por las alfombras de briófitos de la parte media de la isla, y 3) el movimiento de visitantes en zódiacs incrementaría desencadenando un riesgo para su seguridad (TEJEDO *et al.*, 2016).

Finalmente, en esta investigación se confirma que el tránsito de visitantes en los senderos superior e inferior de Isla Barrientos puede alterar la composición faunística de Colémbolos. El efecto combinado del pisoteo de los visitantes, que tiende a compactar el suelo, dejando menos espacios aéreos disponibles para los Colémbolos, junto con la posibilidad de introducir especies exóticas constituyen factores clave en la alteración de estas poblaciones. Por lo tanto, el uso de este grupo taxonómico como indicador de impacto humano constituye una herramienta valiosa, permitiendo decidir que el impacto generado en el sendero inferior es superior al generado inicialmente en el sendero superior. Se ha comprobado que la diversidad de Colémbolos en el sendero inferior es mayor que en el sendero superior. La presencia de la especie exótica *H. viatica* en el sendero inferior puede comprometer la estabilidad del ecosistema, alterando las poblaciones nativas, tal y como se constata en otras regiones de la Antártida (Georgia del Sur), donde se ha observado que la especie *H. viatica* desplaza a la especie nativa *C. a. antarcticus* (CONVEY *et al.*, 1999).

9.2. CONSECUENCIAS PARA LA FAUNA EDÁFICA AUTÓCTONA DE LA INTRODUCCIÓN DE LA GRAMÍNEA INVASORA *POA PRATENSIS* L.

En esta investigación se analizan las consecuencias del establecimiento de la gramínea invasora *P. pratensis* sobre la comunidad de fauna edáfica presente en Punta Cierva (Península Antártica). Además, se evalúa el estado general del entorno tras la erradicación de dicha gramínea.

9.2.1. ANTECEDENTES DE LA INVESTIGACIÓN

La introducción de plantas exóticas se ha asociado con la actividad humana en la Antártida durante décadas (HUGHES *et al.*, 2010, 2015). La gramínea *P. pratensis* fue la primera especie de flora vascular exótica en establecerse con éxito en la Antártida (PERTIERRA *et al.*, 2013a). Esta especie se caracteriza por la presencia de un intrincado sistema de raíces que puede llegar a impedir el crecimiento de otras plantas (BOSY & READER, 1995; HENDRICKSON & LUND, 2010), lo cual teóricamente podría tener consecuencias negativas para la flora y la fauna local, las que no están adaptadas a estas condiciones (TILBROOK 1967b; RUSSELL *et al.*, 2014). *P. pratensis* se introdujo de forma accidental en Punta Cierva (Costa Danco, Península Antártica) durante los experimentos de trasplante desarrollados en los años 1954 y 1955. En estos experimentos, se pretendía evaluar la supervivencia de dos especies de la Patagonia en condiciones antárticas, *Nothofagus antarctica* (G.Forst.) Oerst. y *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser (CORTE, 1961). Las especies trasplantadas no sobrevivieron, sin embargo, la gramínea que la acompañaba en el suelo se estableció de forma inadvertida, formando una pequeña colonia compacta que se expandió fuera de la parcela experimental, cerca de la Zona Antártica Especialmente Protegida n° 134 (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2013). Esta ZAEPP se diseñó para proteger las poblaciones de aves y plantas de la zona. ELLSTRAND & SCHIERENBECK (2000) constataron que algunas especies exóticas persistentes pueden adaptarse a las nuevas condiciones ambientales e iniciar la invasión, después de un tiempo prolongado, desencadenando un impacto en los ecosistemas nativos y una alteración del hábitat (SHAW *et al.*, 2010). El establecimiento de *P. pratensis* en la Zona Antártica Especialmente Protegida n° 134 implica un potencial impacto en los valores a proteger, así como en otras comunidades terrestres de las proximidades. En este sentido, la gestión eficaz de esta gramínea se considera una prioridad debido a la reciente aceleración observada en su crecimiento vegetativo, y al actual escenario de cambio climático en la Península Antártica (TURNER *et al.*, 2005).

El Anexo II del Protocolo al Tratado Antártico para la Protección del Medio Ambiente (ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT, 2009b) se centra en la conservación de la fauna y flora antárticas, y en su Artículo 4 establece que "Cualquier especie que no sea autóctona del Área del Tratado Antártico y se

introduzca en dicha Área será retirada o destruida. La eliminación podrá efectuarse por incineración o por un medio igualmente efectivo para que se produzca su esterilidad, a menos que se determine que no implica riesgos para la flora y fauna autóctonas". Por lo tanto, dentro de este marco legislativo y del actual contexto de cambio climático, los científicos y gestores ambientales de Argentina, España y el Reino Unido colaboraron con el objetivo de proteger la biodiversidad antártica del impacto ligado a esta gramínea exótica. De esta manera, en enero del año 2015 se comenzó con la erradicación de *P. pratensis*, mediante eliminación mecánica de la colonia vegetal y del suelo subyacente, de acuerdo a un estricto protocolo acordado entre los tres Programas Nacionales Antárticos (Argentina, España y Reino Unido). Antes de efectuar el trabajo de erradicación, se registraron datos de la colonia vegetal, las comunidades de fauna edáfica y las características del suelo asociado. Para ello se definieron tres zonas de trabajo: borde frontal frente a la costa, el centro de la parcela original y borde interior (Figura 4.5). El centro de la parcela original se refiere al suelo donde se introdujo la gramínea por primera vez, que en origen se encontraba limitado por pequeñas rocas. El borde frontal frente a la costa termina de forma abrupta en un saliente, mientras que el borde que avanza hacia el interior está dominado por vegetación autóctona, con formaciones de *Deschampsia antarctica* y briófitos. Se han analizado diferentes variables edáficas y ambientales (pH, conductividad eléctrica, fósforo, nitrógeno, carbonatos, materia orgánica, porcentajes de arcilla, limo y arena, textura del suelo, temperatura, humedad, altura de *P. pratensis*, profundidad del suelo y composición faunística). La toma de datos y el diseño del experimento se describen en el Capítulo 4. Se emplea el coeficiente de correlación de Spearman para comprobar si existe correlación entre la longitud de *P. pratensis*, la profundidad del suelo y las variables edáficas. Se aplica la prueba U de Mann-Whitney para comparar la temperatura y humedad del suelo a 5 y 10 cm de profundidad. Finalmente, se ha realizado una prueba de Kruskal-Wallis para comparar la humedad del suelo a 5 y 10 cm de profundidad y la longitud de *P. pratensis* entre las diferentes zonas analizadas (borde costero, parcela original, borde interior) (Tabla 15 y 16 del Anexo 1).

9.2.2. RESULTADOS OBTENIDOS

9.2.2.1. Propiedades del suelo

Las características del suelo en la parcela original podrían influir de manera decisiva en el éxito de colonización de *P. pratensis*, como consecuencia de la adición de suelo importado de la Patagonia en el año 1954 con el objetivo de aumentar la probabilidad de éxito en el trasplante de *Nothofagus* sp. (CORTE, 1961). En este sentido, podría haber aumentado la fertilidad del suelo original y, con ello, la persistencia de *P. pratensis*, que llevaba en Punta Cierva casi 60 años. Los resultados de los análisis del suelo, el cual fue muestreado inmediatamente por debajo de *P. pratensis*, indican que el suelo es

ácido ($\text{pH} = 5$), y con textura franco-arenosa (SOIL SURVEY DIVISION STAFF, 1993), con un 70% de arena, un 25,3% de limo y un 5,3% de arcilla. La conductividad eléctrica obtenida (145 mSm/cm) indica que el suelo no es salino (SOIL SURVEY DIVISION STAFF, 1993), a pesar de su proximidad al mar. Los nutrientes básicos (nitrógeno y fósforo) presentan niveles medio-altos ($1,89\%$ y $16,0 \text{ mg P}_2\text{O}_5 \text{ kg}^{-1}$, respectivamente), mientras que los carbonatos tienen niveles bajos, por debajo del 1%. El contenido en materia orgánica obtenido es elevado ($15,5\%$), lo que probablemente contribuyó a la presencia de la planta vascular. Los datos de materia orgánica del suelo podrían estar sobreestimados debido a la presencia de fragmentos de *P. pratensis* en las muestras de suelo, que fueron imposibles de eliminar antes del análisis de suelos. Aún así, el contenido en materia orgánica del suelo sería alto con respecto a otros suelos antárticos cubiertos por vegetación (BOCKHEIM, 2015), como consecuencia de su origen exógeno.

La temperatura media del suelo a 5 cm de profundidad es de $4,0^\circ \text{ C}$ ($\pm 0,91$) y a 10 cm de profundidad es de $4,5^\circ \text{ C}$ ($\pm 1,3$) (Tabla 15 del Anexo 1). La temperatura obtenida en el suelo es más elevada que la temperatura ambiental (PERTIERRA *et al.*, 2013a), sin embargo, no se observan diferencias significativas entre la temperatura del suelo a 5 y 10 cm de profundidad ($p\text{-valor} = 0,066$, con la prueba U de Mann-Whitney).

La humedad media del suelo obtenida es de $4,3\% \pm 3,1$ a 10 cm de profundidad, y de $8,3\% \pm 1,5$ a 15 cm de profundidad (Tabla 15 del Anexo 1). Esta variable es significativamente mayor a 15 cm de profundidad ($p\text{-valor} = 0,066$, con la prueba U de Mann-Whitney), y menor en la parcela original con respecto a las otras dos áreas analizadas (basado en la prueba de Kruskal-Wallis: "borde costero" frente a "parcela original", $p\text{-valor} = 0,044$; "parcela original" frente a "borde interior", $p\text{-valor} = 0,003$), sugiriendo que la disponibilidad hídrica no es un factor limitante para la expansión de *P. pratensis* en áreas próximas. La humedad del suelo a mayor profundidad se atribuye a la presencia de un denso sistema de raíces y a la densa cubierta aérea, que reduce la desecación producida por la acción del viento, pudiendo atrapar y retener temporalmente la humedad.

PERTIERRA *et al.* (2013a) señalan que las bajas temperaturas restringen el rendimiento ecofisiológico de las plantas exóticas establecidas en la Antártida. En este caso concreto, se observa una lentitud en la expansión de las colonias que podría estar relacionado con suelos endógenos pobres en comparación con las condiciones de los suelos de la colonia, lo que podría haber constituido un factor clave en la ausencia de expansión de *P. pratensis* en un área más amplia. Sin embargo, en las dos últimas décadas la densa colonia de gramíneas ha comenzado a expandirse más allá de los límites de la parcela original a través del crecimiento vegetativo, implicando una posible adaptación progresiva al ambiente del suelo local. La misma tendencia se observa en otros sitios antárticos en la especie

exótica *Poa annua*, la cual crece en un amplio rango de suelos comparativamente menos fértiles que los encontrados en Punta Cierva para este estudio (CHWEDORZEWSKA *et al.*, 2014).

9.2.2.2. Propiedades de la colonia de *P. pratensis*

La altura media de *P. pratensis* es de 6,4 cm (Error Estándar de la Media \pm 0,22) (Tabla 15 del Anexo 1; Figura 9.6).

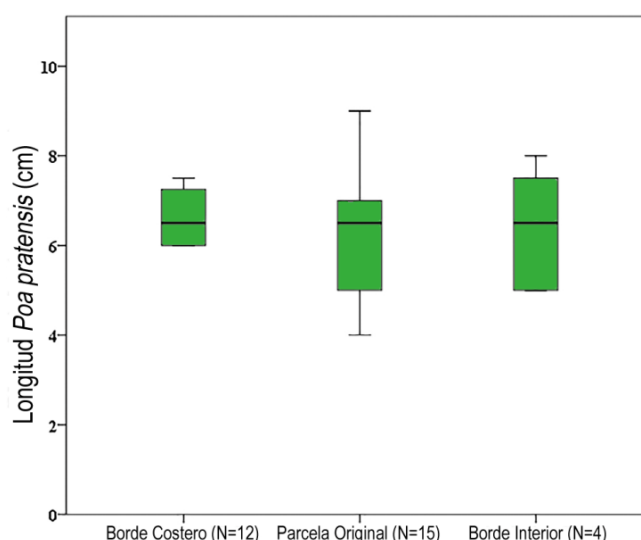


Figura 9.6. Diagrama de cajas mostrando la mediana y los inter-cuartiles de la longitud de *P. pratensis* en las zonas analizadas. Se registraron 15 datos por zona, pero en algunos casos había rocas en la superficie en lugar de plantas. N = número real de datos registrado en cada zona.

Los resultados de la prueba de Spearman muestran que existe una correlación positiva significativa entre la longitud de la planta y la profundidad del suelo ($\rho = 0,345$, p -valor = 0,024). Cuando se comparan diferentes zonas de la colonia de *P. pratensis*, la prueba de Kruskal-Wallis indica que no existen diferencias significativas entre la longitud de la gramínea entre dichas zonas (Figura 9.6).

El análisis visual en el campo indica la ausencia de semillas maduras. En total, se retiraron 42 cabezas con las puntas inmaduras. Al analizar la cubierta vegetal, se aprecia que la presencia de la gramínea invasora *P. pratensis* permite una cierta coexistencia con la planta nativa *D. antarctica*, así como con briófitos dominados ocasionalmente por la especie *S. uncinata*. En particular, en el borde interior estaba invadiendo y desplazando a una densa formación del briófito *Polytrichastrum alpinum*.

9.2.2.3. Propiedades de la fauna edáfica

Con respecto a la fauna edáfica, se encontraron cuatro especies de Colémbolos en la formación de *P. pratensis* y en la vegetación nativa (Figura 9.7). Las especies registradas son: *F. grisea*, *F. octooculata*, *C. a. antarcticus* y *C. badasa*. La especie *C. badasa* es la más abundante en la mayoría de los muestreos realizados, seguida por *F. grisea* (Figura 9.7.A). De las cuatro especies obtenidas, tres se

encuentran en la colonia de *P. pratensis* y en áreas con vegetación nativa, y la otra especie, *C. a. antarcticus*, se registra únicamente en zonas con vegetación autóctona. No se han encontrado especies de Colémbolos exóticas en las zonas analizadas. La riqueza de especies y la abundancia de Colémbolos es más baja en la zona de *P. pratensis* que en las áreas con vegetación nativa, sugiriendo un ambiente menos favorable para la colonización de este grupo de hexápodos. La misma tendencia se observa para las larvas del Quironómido *Belgica antarctica* (Figura 9.7.B), que no se registraron en zonas de *P. pratensis*, indicando una posible preferencia por los hábitats dominados por musgos que pueden tener un mayor contenido en humedad (STRONG, 1967). Finalmente, la abundancia de Ácaros fue similar en ambas áreas, incluso ligeramente mayor en la zona de *P. pratensis* (Figura 9.7.B).

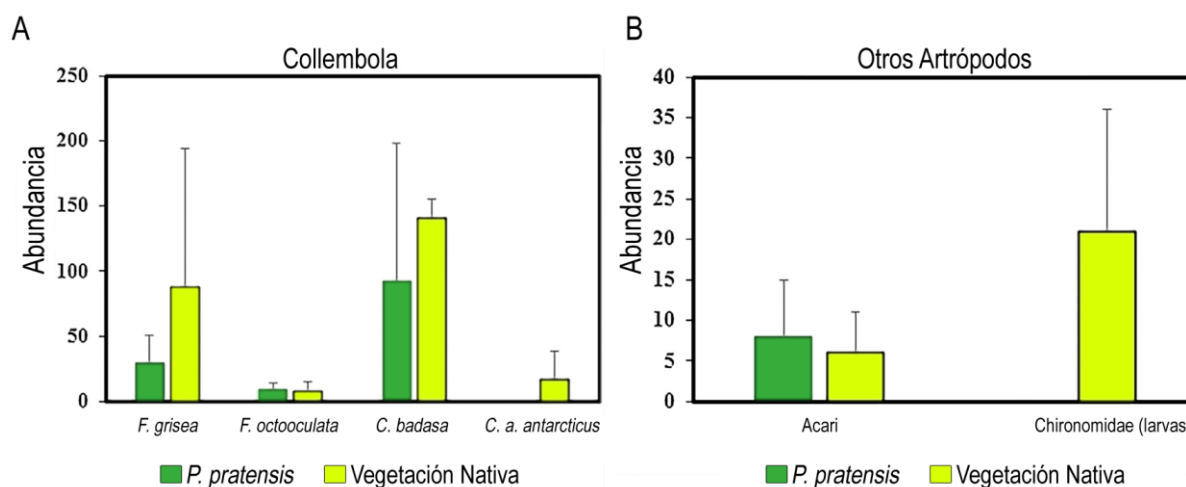


Figura 9.7. Abundancia de artrópodos en la colonia de *P. pratensis* y en el ambiente natural de los alrededores (a 5 m de distancia). **A.** Collembola. **B.** Acari y Diptera.

9.2.2.4. Proceso de eliminación de *P. pratensis*

Es importante tener en cuenta que *P. pratensis* no muestra una floración efectiva en la localidad analizada, y por lo tanto, no se producen semillas maduras, con lo cual la dispersión humana de semillas no es posible. Sin embargo, la dispersión de propágulos vegetativos si que es un riesgo real en este caso. Por lo tanto, los esfuerzos en la eliminación mecánica de esta gramínea tuvieron presentes las siguientes precauciones (PERTIERRA *et al.*, 2017a):

1. Limpiar las herramientas después de su uso, para prevenir el riego de dispersión de propágulos.
2. Evitar utilizar la misma ropa y botas durante la erradicación.
3. Colocar una lona impermeable alrededor de la colonia de *P. pratensis* durante el trabajo de erradicación para evitar su dispersión.
4. Limpiar las rocas sueltas de la periferia para eliminar todos los rizomas y el material orgánico.
5. Guardar todo el material eliminado en bolsas de plástico, y almacenarlo en cajas para su posterior eliminación.

6. Efectuar una quema controlada del lecho rocoso por debajo del sitio de establecimiento de *P. pratensis* para eliminar totalmente todas las raíces y propágulos potenciales.

7. Eliminar todo el suelo, material orgánico y desechos de la erradicación de *P. pratensis* por helicóptero, y posterior transferencia a un buque para su eliminación fuera de la zona del Tratado Antártico.

8. Realizar un seguimiento y reconocimiento de la gramínea durante futuras campañas antárticas.

Durante la erradicación de *P. pratensis* se extrajeron más de 500 kg de suelo y material vegetal. En el proceso de eliminación del suelo, se localizó la roca madre a una profundidad de 25 cm (Figura 9.8). En el borde costero (izquierda), la profundidad aumentó como resultado de un accidente natural. El área central, que corresponde a la parcela de introducción original de la gramínea, se encuentra delimitada por pequeñas rocas y constituye el terreno menos profundo. En el borde interior (derecha), la profundidad del suelo aumenta por encima de la parcela original. La profundidad media del suelo en la colonia de *P. pratensis* es de 17,8 cm, con un mínimo de 8 cm y un máximo de 35 cm (Figura 9.8).

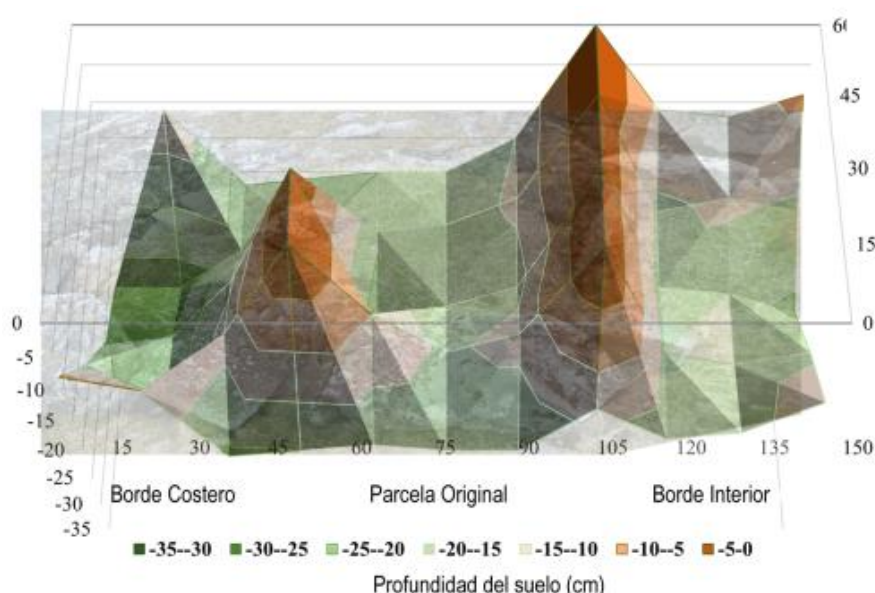


Figura 9.8. Vista lateral del perfil de profundidad del suelo (cm) donde se ubica *P. pratensis* (parcela original). El perfil en 3-D corresponde únicamente a la zona ocupada originalmente por la gramínea.

Tras la eliminación de esta gramínea en el año 2015, y como parte del programa de monitoreo aplicado, se volvió a visitar el sitio de erradicación en febrero del año 2016, observándose la ausencia de brotes de *P. pratensis* en el sitio y los alrededores (Figura 9.9). Sin embargo, el sitio de erradicación estaba colonizado por pequeños brotes de la especie nativa *D. antarctica*. En dichos brotes no se observó la presencia de fauna edáfica. Tampoco se planteó la realización de un muestreo en el entorno para evitar interferir en la medida de lo posible en la recuperación de la zona tratada.



Figura 9.9. Formación de *P. pratensis* en Punta Cierva. **A.** Antes de la erradicación en el año 2015. **B.** Estado de regeneración tras la erradicación en el año 2016. Se observa la ausencia de la gramínea.

9.2.3. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos apuntan a que esta gramínea puede modificar el hábitat colonizado, generando un impacto sobre la abundancia de algunos organismos del medio edáfico, al mismo tiempo que compete con la vegetación nativa de briófitos y *D. antarctica*. A diferencia de *P. annua*, especie oportunista que coloniza los terrenos alterados, *P. pratensis* domina las comunidades colonizadas, lo que implica un mayor potencial de invasión, generando un cambio importante en los ecosistemas (LARSON & LARSON, 2010; PRINTZ & HENDRICKSON, 2015).

En este estudio, se registra por primera vez la especie *C. badasa* en Punta Cierva. *C. badasa* es la especie más abundante, apoyando así la idea de CONVEY & QUINTANA (1997) acerca de la probabilidad de presencia y adecuación de esta especie a dicha localidad. Las otras especies de Colémbolos registradas (*C. a. antarcticus*, *F. grisea* y *F. octooculata*) se habían identificado previamente en Punta Cierva. No se encontraron especies de Colémbolos exóticas, ni tampoco ninguna evidencia de la presencia de la especie *Boreas* sp. (Mecoptera; mosca escorpión de la nieve) registrada previamente por CONVEY & QUINTANA (1997). Sin embargo, las invasiones de Colémbolos constituyen una amenaza significativa para la conservación de la Antártida, y cada vez se registran en mayor número en el área del Tratado Antártico (GREENSLADE & CONVEY, 2012; GREENSLADE, 2002, 2010; RUSSELL *et al.*, 2014). El establecimiento y la invasión potencial de plantas exóticas, tales como *P. pratensis*, podría transformar sustancialmente el medio edáfico (BOSY & READER, 1995) y generar nuevos hábitats adecuados para que las especies exóticas prosperen, debido al intrincado sistema de raíces que presenta esta gramínea. En consecuencia, es importante evitar las sinergias entre taxones exóticos, que podrían conducir a la homogeneización de las asociaciones de artrópodos en la Antártida, como se observa en las islas de los mares australes (SHAW *et al.*, 2010).

CAPÍTULO 10

DISCUSIÓN



En este capítulo se integran los resultados de los capítulos previos y se enmarcan dentro del conocimiento actual de la fauna de Colémbolos en la Antártida. Se discuten los patrones de distribución obtenidos a nivel de macroescala, en función de diferentes eventos biogeográficos, y de microescala, en relación a los parámetros edáficos y ambientales. Se analiza la incidencia de las especies exóticas en la Antártida, y la posible influencia del hombre en la alteración de la fauna colembológica.



10.1. LOS COLÉMBOLOS ANTÁRTICOS

Para determinar el patrón de distribución de las especies de Colémbolos en la Antártida, se hace necesario conocer su localización en todas las regiones estudiadas hasta el momento. La base de datos elaborada para esta tesis doctoral supone una herramienta fundamental para dar los primeros pasos en esta tarea. Así, se han obtenido 2393 registros para las tres regiones biogeográficas que componen la Antártida (subantártica, marítima y continental), a partir de la búsqueda de información en diferentes idiomas. A estas cifras habría que sumar otros 285 registros inicialmente existentes, pero que carecían del nivel de detalle requerido para su integración en la base de datos. Esto nos recuerda la necesidad de incluir en las publicaciones científicas información detallada relativa a las coordenadas geográficas y las condiciones ambientales en las que las muestras son tomadas en las campañas de campo. Si el diseño del artículo desaconseja su incorporación directa, siempre es posible aportar dicha información a través de materiales suplementarios o repositorios públicos de datos enlazados a través del correspondiente localizador web. De esta manera, se favorece la interpretación de los datos por parte de otros grupos de investigación, contribuyendo a incrementar el conocimiento de la distribución de los Colémbolos y también reduciendo el número de localidades y microhábitats que no se identifican adecuadamente en la literatura científica y que introducen un sesgo en la interpretación de los datos.

El patrón de distribución obtenido en esta investigación muestra que la biodiversidad de Colémbolos decrece a lo largo de un gradiente ambiental desde las islas subantárticas hasta el continente, con un predominio de las especies de la familia Isotomidae, 37% del total de especies registradas (Tabla 5.1). Se obtienen cinco localidades (Península Antártica del Sur, Tierra de Ellsworth, Montañas de Ellsworth, Tierra de Marie Byrd, Tierra de Adelaida) que carecen de Colémbolos. La ausencia de este taxón no implica que no haya presencia del mismo en el sitio. Es muy posible que se deba a la ausencia de campañas de muestreo específicas para este taxón en estas localizaciones, ya que los Colémbolos son considerados un grupo ubicuo en los ecosistemas terrestres (HOPKIN, 1997) y clave en el funcionamiento del ecosistema suelo (ORGIAZZI *et al.*, 2016). No obstante, no es posible rechazar la posibilidad de que estos microartrópodos estén ausentes o sean un componente minoritario de la estructura poblacional edáfica de esas zonas. Esta posibilidad ya se ha apuntado en las Montañas de Ellsworth y en la Tierra de Marie Byrd, donde los microartrópodos y los nematodos estaban ausentes en los muestreos efectuados (BROADY, 1989; CONVEY & MCINNES, 2005).

Los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral indican que la fauna de Colémbolos de la Antártida se separa en dos regiones biogeográficas bien definidas, por un lado la región subantártica-marítima y por otro la continental (Figura 5.3). De esta manera, hay especies que están restringidas exclusivamente a la Antártida continental y que incluyen a *C. terranovus*, *G. hodgsoni*, *C. nivicolus*, *K.*

klovstadi, *A. monoculata*, *C. cisantarcticus*, *A. subpolaris*, *B. sudpolaris*, *T. mediantarctica* y *C. sverdrupi*. Esto es consistente con la presencia de la Línea de Gressitt, que determina una composición de fauna diferente entre las regiones subantártica-marítima y continental (WISE, 1971; GREENSLADE, 1995; CHOWN & CONVEY, 2007). Sin embargo, hay dos especies nativas compartidas entre ambas zonas, *C. a. antarcticus* y *F. grisea*, debido a su carácter euritópico, que determina que puedan explotar diferentes microhábitats, tal y como se demuestra en esta investigación. Por lo tanto, la Antártida continental tiene un elevado grado de endemidad a nivel de género y las especies presentan una distribución más restringida, en comparación con la Antártida subantártica-marítima donde no hay endemismos a nivel de género y la distribución de las especies es más amplia.

Estos resultados obtenidos no coinciden completamente con las clasificaciones biogeográficas clásicas (WALLWORK, 1973; THOMAS *et al.*, 2008). En base a la comunidad de Colémbolos presente, las Islas Sandwich del Sur, que tradicionalmente forman parte de la Antártida marítima, se incorporarían al grupo de las islas subantárticas, con las que guardan un mayor parecido (Figura 5.3). Es importante recordar que la región subantártica estaría formada por las islas de Georgia del Sur, Príncipe Eduardo, Marion, Crozet, Kerguelen, Heard y Macquarie, a las cuales se sumarían las citadas Islas Sandwich del Sur si atendemos en exclusiva a las comunidades colembológicas que albergan. Esto es lógico dado que la proximidad geográfica entre las islas de Georgia del Sur y Sandwich del Sur podría favorecer el intercambio de especies de Colémbolos entre ambas.

En esta tesis se establece un "set básico de especies" para las diferentes regiones analizadas. En concreto se obtienen ocho grupos básicos para el conjunto de la Antártida. Las especies de Colémbolos del primer grupo representan la Antártida Este, el segundo grupo representa la Península Antártica Central, el tercero la Antártida continental, el cuarto grupo está formado por las especies de las islas subantárticas que quedan al este del continente, es decir, Crozet, Kerguelen y Heard. El quinto grupo contiene especies típicas de la Antártida marítima (Figura 5.4). Este grupo contrasta con el "set básico de especies" para la Antártida marítima obtenido por RUSSELL *et al.* (2014), el cual coincide únicamente en dos especies, *C. badasa* y *F. woyciechowskii*. Esto es lógico dado que los estudios de RUSSELL *et al.* (2014) se centran exclusivamente en localidades de la Antártida marítima, mientras que esta investigación abarca las tres regiones biogeográficas de la Antártida, con lo cual aquellas especies que tienen amplios rangos de distribución se ubican en grupos más amplios, por ejemplo *H. viatica*, *A. brucei*, *C. a. antarcticus* o *F. octooculata* que se localizan en el sexto grupo, el cual representa las especies de la Antártida marítima y de las islas subantárticas (Figura 5.5). El séptimo grupo está formado por las especies de las islas subantárticas más alejadas del continente, fundamentalmente la Isla Macquarie, aunque también hay representantes de la Antártida marítima. Finalmente, el octavo "set

básico de especies" incluye fundamentalmente especies de las islas Georgia del Sur y Sandwich del Sur (Figura 5.6).

La dificultad de registrar todas las especies durante el muestreo de campo constituye un sesgo metodológico a tener en cuenta a la hora de interpretar estos datos. Esta complicación es mayor cuando se trata de los Colémbolos, ya que poseen una distribución parcheada que depende de múltiples factores edáficos y ambientales (CONVEY, 2012; HOGG & WALL, 2012). En este sentido, los agrupamientos básicos de especies son muy útiles para predecir los taxones que podrían estar presentes en una localidad determinada, ya que permiten proponer un primer listado tentativo que sería corroborado posteriormente a través de los muestreos en campo que se realizaran.

El patrón de distribución actual es resultado de diferentes eventos en el pasado, que han determinado la historia evolutiva de los linajes de Colémbolos en la Antártida, a través de la acción combinada de la vicarianza y la dispersión. Los estudios moleculares indican que muchas especies de Colémbolos de la Antártida son más antiguas o evolutivamente distintas de lo que previamente se pensaba. Dichas especies tienen haplotipos únicos intrapoblacionalmente y un grado de haplotipos compartidos muy bajo interpoblacionalmente, mantenido por la naturaleza fragmentaria y aislada del ecosistema terrestre antártico. La presencia de un pequeño número de haplotipos compartidos entre zonas alejadas es resultado de eventos de dispersión a larga distancia desde refugios glaciares (MCGAUGHRAN *et al.*, 2011), pero también hay diferenciación genética entre poblaciones que están a pocos kilómetros de distancia, implicando un proceso de microespeciación (FRATI *et al.*, 2000). A gran escala, las barreras geográficas (montañas, mar, glaciares) impiden el flujo genético entre poblaciones, de manera que se establece un elevado nivel de diferenciación genética a escalas de 10 a 100 km, e incluso a distancias por debajo de 1 km para las especies *G. hodgsoni* y *C. terranovus* (ROGERS, 2012). Estas condiciones proporcionan un ambiente ideal en el cual la diferenciación puede ocurrir (CONVEY & STEVENS, 2007; TIN *et al.*, 2009). Por lo tanto, estos ecosistemas son claramente vulnerables a la transferencia inadvertida de biota nativa entre diferentes regiones antárticas. En términos generales, los Colémbolos de la Antártida muestran un flujo genético reducido y una divergencia genética intraespecífica alta, en contraste con la uniformidad morfológica. La elevada variabilidad genética también podría ser resultado tanto del aislamiento geográfico anteriormente comentado como de otros factores ambientales, por ejemplo la exposición a los elevados niveles de radiación UV (FRATI *et al.*, 2001; THOMAS *et al.*, 2008).

RAPOPORT (1971) sostiene que las principales familias de Colémbolos se han desarrollado antes de la ruptura de Gondwana (165 m. a.) por vicarianza. Sin embargo, la evolución de los Colémbolos también ha estado dominada por las condiciones climáticas. Por lo tanto, el aislamiento total de la Antártida con la apertura del Pasaje de Drake (41 m. a.) y el posterior establecimiento de la Corriente

Circumpolar Antártica (34-30 m. a.), junto con la formación de la vía marítima de Tasmania (33 m. a.) y el rápido enfriamiento posterior durante el Mioceno (23 m. a.) fueron determinantes en la evolución de la fauna, y por ende en el aislamiento de los Colémbolos de la Antártida continental. El fuerte gradiente latitudinal de temperatura en el Océano del Sur, junto con el Frente Polar Antártico, coincide con el origen de los clados subantárticos y antárticos, ya que los ciclos glaciares son eventos implicados en la fragmentación poblacional, y por consiguiente en la especiación alopátrica en la Antártida, debido a la falta de flujo génico entre poblaciones como consecuencia de la fragmentación. Estas severas condiciones climáticas han propiciado que las especies se extingan o sobrevivan en refugios glaciares libres de hielo en las Montañas Transantárticas durante los últimos 2 m. a. (STEVENS *et al.*, 2005), y en zonas costeras geotermas (FRASER *et al.*, 2014). Esto se confirma en especies del género *Cryptopygus*, cuya divergencia genética a partir de un ancestro común puede ser muy antigua (>10 m. a.) o reciente (<2 m. a.) en las islas subantárticas Kerguelen y Crozet (STEVENS *et al.*, 2005; MCGAUGHRAN *et al.* 2010a; ROGERS, 2012).

Después del Último Máximo Glacial (16000 años), con el retroceso de los hielos, se produjo una colonización de los nichos ecológicos disponibles desde los refugios glaciares. Este es el caso de las especies *C. a. antarcticus*, *Cryptopygus terranovus*, *Friesea grisea*, *Gomphiocephalus hodgsoni* y *Kaylathalia klovstadi* (STEVENS *et al.*, 2005; MCGAUGHRAN *et al.* 2010b, 2011; TORRICELLI *et al.*, 2010b; CARAPPELLI *et al.*, 2017). *C. a. antarcticus* se expandió desde un refugio glaciar en el norte de la Península Antártica a las regiones central y sur mediante dispersión a larga distancia, con posteriores eventos de extinción hasta conformar el patrón de distribución actual (MCGAUGHRAN *et al.*, 2010b). *C. terranovus* se considera una especie relíctica gondwánica que ha sobrevivido en las Montañas Transantárticas, y por lo tanto, la diferenciación genética en esta especie se estableció antes del Último Máximo Glacial (CARAPPELLI *et al.*, 2017). *F. grisea* presenta una elevada variabilidad genética, con haplotipos que revelan al menos tres filogrupos bien diferenciados y un límite específico entre las especies de la Península Antártica y la Antártida continental revelando la presencia de dos especies crípticas con una morfología idéntica, como consecuencia de que la Antártida proporciona un ambiente con unas condiciones severas pero muy estable, con lo cual se promueve la retención de grupos de caracteres morfológicos (TORRICELLI *et al.*, 2010a; PORCO *et al.*, 2012). De esta manera, la tasa de diferenciación morfológica es más lenta que la tasa de diferenciación genética (TORRICELLI *et al.*, 2010a; 2010b). Por lo tanto, el impacto de las glaciaciones y las barreras geográficas a la dispersión (montañas, océano) podrían explicar la diferencia en la composición de Colémbolos actual en la Antártida continental, marítima y subantártica, que sería resultado de una mayor biodiversidad durante el Pleistoceno (2,59 m. a.) (TORRICELLI *et al.*, 2010b) con algunas especies relícticas gondwánicas.

Además de la vicarianza, la estructura poblacional de los Colémbolos obtenida en este estudio tiene lugar por eventos de dispersión, sin embargo la tasa de dispersión se ve limitada a una escala evolutiva amplia (EMERSON *et al.*, 2011). Se ha constatado la dispersión de especies del género *Cryptopygus* entre la Península Antártica y las islas Shetland del Sur y subantárticas (STEVENS *et al.*, 2005; MCGAUGHRAN *et al.*, 2010a). Con respecto a la dispersión acuática, los Colémbolos pueden sobrevivir largos períodos de tiempo en el mar, gracias a la presencia de una cutícula hidrófoba y al desarrollo de un comportamiento especial (SCHALLER & KOPESZKI, 1991; COULSON *et al.*, 2002; HAWES *et al.*, 2008). Entre las estrategias etológicas desarrolladas se ha comprobado que los individuos de la especie *C. a. antarcticus* secretan un líquido de carácter oleoso que distribuyen con ayuda de la boca por todo el cuerpo, proporcionando una película hidrófoba en el tegumento. En este sentido, los ejemplares podrían sobrevivir a eventos puntuales bajo el agua (SCHALLER & KOPESZKI, 1991). Otra estrategia característica es el movimiento en densas agregaciones de individuos o balsas, "rafting", empleando su exuvia como sustrato temporal (HAWES *et al.*, 2008). GRESSITT (1967) observó agregaciones de la especie *C. a. antarcticus* flotando en el océano cerca de tierra. En otras latitudes (Ártico), se ha comprobado que determinadas especies de Colémbolos sobreviven durante largos períodos de tiempo en el mar, y se establecen en localizaciones alejadas de su origen donde las poblaciones crecen rápidamente gracias a la reproducción por partenogénesis (MOORE, 2002).

La dispersión aérea pasiva a larga distancia es poco probable en los Colémbolos de la Antártida continental, debido a que la permeabilidad cuticular hace que sean propensos a la desecación en un ambiente donde la humedad relativa ambiental es del 30%, y cae al 10% cuando soplan los vientos catabáticos, a diferencia de las regiones marítima y subantártica donde la humedad ambiental es elevada (THOMAS *et al.*, 2008). Sin embargo, los Colémbolos son capaces de variar la permeabilidad de la cutícula y la resistencia a la desecación en función del estilo de vida edáfico, lo que determina que sean capaces de sobrevivir a cortos eventos dispersivos (HAWES *et al.*, 2007). Además, la elevada velocidad del viento incrementa la probabilidad de captura aérea pasiva y la reducción del tiempo de transporte a los sitios de deposición. Asimismo, las conexiones entre las poblaciones estudiadas se atribuyen a otro tipo de dispersiones pasivas, tales como la dispersión a través del hombre o la dispersión zoócora a través de aves y/o mamíferos. KRIVOLUTSKY *et al.* (2004) constataron la presencia de microartrópodos en plumas de aves marinas en la Antártida. La introducción de especies como consecuencia de la actividad humana constituye un problema cuando se intentan reconstruir las rutas evolutivas de los Colémbolos basadas en el patrón de distribución actual.

Las islas subantárticas se pueden clasificar en función de su edad como aquellas más antiguas, con un origen continental, como es el caso de Georgia del Sur, y las islas oceánicas volcánicas de

formación más reciente. Las glaciaciones de las islas subantárticas han tenido un impacto significativo en la riqueza de especies (BERGSTROM & CHOWN, 1999).

La isla subantártica más reciente es la Isla Macquarie (600000-700000 años), que presenta la mayor riqueza de especies en la Antártida. De todas las regiones que conforman la Antártida, esta isla es la única que no experimentó el fuerte impacto de la glaciación del Último Máximo Glacial (HODGSON *et al.*, 2014). Como consecuencia, las poblaciones de Colémbolos encontraron un nicho adecuado para prosperar, contribuyendo a incrementar la riqueza específica de la isla. La Isla Macquarie es la expresión directa de la corteza oceánica emergida, mientras que la Isla de Kerguelen tiene un origen volcánico antiguo (39 m. a.) y junto con Georgia del Sur se consideran islas con una extensión de hielo del Último Máximo Glacial limitada, pero con evidencia de una extensa glaciación anterior. Las Islas Sandwich del Sur consisten en una larga cadena de edificios volcánicos submarinos que emergen en la periferia este del Arco de Scotia, con una acumulación significativa de hielo del Último Máximo Glacial. Las islas volcánicas Heard, Bouvet (4-5 m. a.), Marion (0,45 m. a.), Príncipe Eduardo (0,45 m. a.) y Crozet (8,1 m. a.) y las islas no volcánicas Orcadas del Sur evidencian una expansión de hielo durante el Último Máximo Glacial. Las Islas Balleny son la expresión aérea de una serie de crestas submarinas formadas como consecuencia de la actividad volcánica hace menos de 10 m. a. (HODGSON *et al.*, 2014).

El efecto combinado de la edad de las islas junto con la extensión de hielo durante el Último Máximo Glacial podría explicar las diferencias entre los grupos 4, 6, 7 y 8 propuestos en esta tesis para agrupar a las 88 especies de Colémbolos registradas en la Antártida. El Grupo 4 se localiza en las islas subantárticas más antiguas; Crozet, Kerguelen y Heard. La Isla Kerguelen es la más antigua, y de ésta podrían partir las especies de Colémbolos hacia las islas Crozet y Heard, más modernas y cercanas a la Isla Kerguelen. Las especies del Grupo 6 se localizan en las zonas que han experimentado expansión del hielo durante el Último Máximo Glacial. El Grupo 7 se compone de especies que se ubican en la Isla Maquarie, es decir, en una localización que no experimentó expansión del hielo. La fauna del Grupo 8 se centra en las islas Georgia del Sur y Sandwich del Sur, que podrían intercambiar especies debido a la cercanía geográfica que presentan, la cual sería todavía mayor durante el Último Máximo Glacial.

De lo anteriormente expuesto, se concluye que no hay un único y universal patrón visible en la variación de la macrogeografía de los Colémbolos. Los patrones varían de región a región, de grupo a grupo e incluso de especie a especie. De esta manera, cada patrón responde a un conjunto de factores que determinan un resultado impredecible y caótico (CHRISTIANSEN & BELLINGER, 1995). El único factor que determina la similitud genérica parece ser la proximidad. Además, hay una pequeña evidencia que

apoya el papel primario de las conexiones Gondwánicas. Los resultados obtenidos en este estudio son consistentes con los de CHRISTIANSEN & BELLINGER (1995), los cuales determinan que los géneros cosmopolitas son muy abundantes en todas las regiones biogeográficas definidas excepto en la Antártida. La similitud de especies endémicas de las regiones Antártica, Patagónica, Capense y Australiana evidencia una introducción reciente, y la distribución de la fauna de Colémbolos se asocia con eventos geológicos recientes (CHRISTIANSEN & BELLINGER, 1995).

La distribución de las especies exóticas en la Antártida, y aquellas áreas colindantes con un riesgo potencial para la bioinvasión, indican las zonas más vulnerables en las que se deben centrar los esfuerzos de conservación. En esta investigación, se localizan varias zonas con presencia de especies exóticas. En la región continental, aparecen en las localidades de la Antártida Este y la Tierra de Victoria del Sur. En la región marítima, se han registrado en tres localidades: Islas Shetland del Sur, Península Antártica Noroeste y Península Antártica Noreste. Finalmente, en la región subantártica la presencia de especies exóticas se ubica en todas las localidades, excepto en una, Isla Heard.

Es importante tener en cuenta que aunque en los mapas de distribución de la presente investigación se observa una clara predominancia de las especies exóticas en las islas subantárticas (Figura 5.1), esto se debe simplemente a que se ha priorizado la capa de las especies exóticas para su visualización, y por lo tanto las especies nativas dominan en las tres regiones biogeográficas, siendo las localidades con mayor riqueza de especies por región (continental, marítima, subantártica): Tierra de Victoria del Sur, Islas Shetland del Sur e Isla Macquarie (Figura 5.2). Las localidades con menor riqueza de especies son la Tierra de Enderby, la Antártida Este y las Islas Balleny en la región continental, la Península Antártica Central en la región marítima y la Isla Príncipe Eduardo en la región subantártica.

Con respecto a las especies exóticas, *H. viatica* y *C. denticulata* son las que presentan una mayor distribución en la Antártida. Esto demuestra el elevado potencial de establecimiento de la familia Hypogastruridae, tal y como apuntara GREENSLADE en el año 2002. La bioinvasión de especies exóticas en la Antártida constituye el principal factor de cambio en la biodiversidad de la región, pudiendo establecerse con mayor probabilidad en zonas potencialmente vulnerables (CHOWN *et al.*, 2012). El estudio de CHOWN *et al.* (2012) genera un mapa de riesgo de establecimiento de plantas vasculares en la Antártida determinando su probabilidad de establecimiento. Los enclaves propuestos son: Tierra de Victoria del Norte, Tierra de Victoria del Sur, la Tierra de Adelia, la Tierra de Enderby, Antártida Este, la Tierra de la Reina Maud, las Islas Orcadas del Sur, la Península Antártica Noroeste y las islas cercanas, siendo los dos últimos los que presentan la máxima probabilidad de establecimiento. Los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral son consistentes con los de estos autores, de manera que se constata la presencia de especies exóticas de Colémbolos en la Antártida Este, la

Tierra de Victoria del Sur, la Península Antártica y en las Islas Shetland del Sur. Estos resultados confirman la existencia de un gradiente en lo relativo al riesgo potencial de establecimiento de especies exóticas de Colémbolos desde las islas subantárticas (máximo riesgo) hacia el continente. Además, se debe tener en cuenta que en la región de la Antártida continental únicamente las regiones costeras y aquellas no cubiertas por hielos permanentes podrían acoger a Colémbolos potenciales invasores.

10.2. ESPECIES DE COLÉMBOLOS PRESENTES EN LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA

Las especies identificadas en esta tesis doctoral corresponden a las familias Hypogastruridae (*C. succinea* y *H. viatica*), Neanuridae (*F. bispinosa*, *F. grisea* y *F. woyciechowskii*), Onychiuridae (*D. cebennaria*, *M. macrochaeta*, *P. fimata* y *T. mixta*) e Isotomidae (*A. brucei*, *C. a. antarcticus*, *C. badasa*, *F. octooculata*, *F. punctata*, *M. caeca* y *P. minuta*).

Las principales variaciones morfológicas en los Colémbolos incluyen cambios en la morfología de la quetotaxia, forma del mucrón y de las piezas bucales, pérdida de caracteres sexuales secundarios, presencia de largas espinas en la parte posterior del abdomen y modificaciones internas, tales como atrofia del tracto digestivo, la aparición de las gónadas y la acumulación de grasa (HOPKIN, 1997). En las especies identificadas se observan variaciones morfológicas debidas a procesos de polimorfosis del tipo epitoquia, ecomorfosis y ciclomorfosis. La epitoquia se define como el conjunto de modificaciones morfológicas que afectan a algunas especies durante la reproducción. Estas modificaciones aparecen en el curso de una muda imaginal y son reversibles en una muda posterior. Esta manifestación morfológica tiene lugar en un sexo, en los dos, e incluso se puede volver a adquirir la forma juvenil en la muda siguiente (BOURGEOIS & CASSAGNAU, 1973; CASSAGNAU, 1990; GREENSLADE & POTAPOV, 2012). Hasta el momento sólo se conocen fenómenos de este tipo en las familias Hypogastruridae, Isotomidae y Odontellidae. En consecuencia, este proceso parece tener lugar en los individuos de *C. a. antarcticus* analizados, en los que la longitud del segmento abdominal VI de las hembras es variable.

La ecomorfosis se define como la intercalación en el desarrollo postembrionario de una crisis metabólica que se manifiesta en una serie de alteraciones morfológicas de carácter tegumentario, que son reversibles con la nueva muda (CASSAGNAU, 1986, 1990). Estas alteraciones se suelen producir en especies cuyo desarrollo óptimo se produce en temperaturas relativamente bajas y en condiciones de humedad elevada, lo que es consistente con las observaciones realizadas en este trabajo. Así, las poblaciones de *H. viatica* analizadas muestran variaciones en el patrón de pigmento del tegumento, con una pigmentación parcheada en los individuos polimórficos y una forma del mucrón variable. La ciclomorfosis se define como el polimorfismo estacional que presentan algunas especies que tienen una forma de verano y otra de invierno (FJELLBERG, 1976; LEINAAS, 1981). Para este estudio, los

individuos de *F. punctata* muestran una pérdida de pigmentación corporal y carecen de sedas engrosadas en la base del manubrio, lo que estaría relacionado con procesos de ciclomorfosis y/o ecomorfosis, dado que este cambio morfológico se constata en individuos de áreas geotermas en la Isla Decepción (Monte Pond y Bahía Fumarolas), donde la temperatura y humedad son elevadas, aunque el último carácter se podría relacionar con que los individuos son juveniles que todavía no han desarrollado todos los caracteres del adulto.

Con respecto a la diagnosis de la especie *A. brucei*, se confirma que Carpenter describió erróneamente la presencia de tres dientes en el capítulo de la maxila (CARPENTER, 1907), en vez de los dos que tiene, tal y como apuntaba WISE (1971) y THIBAUD & PALACIOS-Vargas (2001). Además, CARPENTER (1907) también describió la presencia de seis ocelos a cada lado de la cabeza, en vez de los ocho ocelos a cada lado de la cabeza que se comprueba que tiene, coincidiendo con la descripción de WISE (1971). La descripción por primera vez en esta tesis de la posición de los tricobotrios en el segmento abdominal VI, de las sedas del tubo ventral y de los orificios genitales, facilita la identificación de los ejemplares de la Antártida.

La resolución de las cuestiones de identificación anteriormente comentadas permitió registrar un total de 43072 individuos pertenecientes a 16 especies en seis localizaciones diferentes de la Antártida marítima. Dichas localizaciones corresponden a Punta Cierva (Península Antártica) y a las islas Greenwich, Barrientos, Livingston, Decepción y Cuverville. Es importante destacar que esta investigación constituye el primer censo de especies de Colémbolos para la Isla Barrientos, obteniéndose un total de 10 especies durante tres campañas de campo. La especie más abundante en la isla es *C. a. antarcticus* con 7875 individuos registrados (Tabla 2 del Anexo 1). Todas las especies encontradas en la Isla Barrientos coinciden con el "set básico de especies" para la Antártida marítima propuesto por RUSSELL *et al.* (2014), el cual incluye las siguientes especies: *C. a. antarcticus*, *C. badasa*, *F. grisea*, *F. woyciechowskii*, *F. octooculata* y *T. mixta*. Además, se identificaron otras cuatro especies: *F. bispinosa*, *A. brucei*, *H. viatica* y *M. macrochaeta* en esta isla.

También se efectúa el primer censo de especies de Colémbolos en las localidades de Cresta Stonethrow y Monte Pond de la Isla Decepción. Para esta isla antártica se obtuvieron 15 especies durante cuatro campañas de campo. La especie más abundante en la isla es *H. viatica*, cuya procedencia se considera exótica, con 20020 individuos (Tabla 2 del Anexo 1). De nuevo las especies registradas en esta localización coincidirían con el "set básico" propuesto por RUSSELL *et al.* (2014). Además, se identificaron otras nueve especies: *H. viatica*, *C. succinea*, *D. cebennaria*, *M. macrochaeta*, *P. fimata*, *A. brucei*, *F. punctata*, *M. caeca* y *P. minuta*. La importancia del primer registro de la especie exótica *C. succinea* por primera vez en esta tesis doctoral es fundamental ya que se incrementa el censo de especies exóticas conocidas en esta región del planeta.

En la Isla Livingston se registraron un total de seis especies de Colémbolos durante cuatro campañas de campo. Las especies encontradas coinciden con el "set básico de especies" comentado anteriormente, excepto la especie *F. woyciechowskii*. Esto no supone que esta especie no se encuentre en la isla, lo más probable es que los muestreos no se efectuaran en una zona donde se localice la especie, con lo cual se espera encontrarla en futuros muestreos. Además, se ha encontrado la especie *A. brucei*. La especie más abundante en la isla es *C. a. antarcticus* (821 individuos) (Tabla 2 del Anexo 1).

En la Isla Greenwich se obtienen cinco especies durante dos campañas antárticas con una densidad de individuos muy baja probablemente relacionada con el bajo número de muestras tomadas, únicamente cuatro (Tabla 1 del Anexo 1). Todas las especies registradas (*F. woyciechowskii*, *T. mixta*, *C. a. antarcticus*, *C. badasa* y *F. octooculata*) son consistentes con el "set básico de especies" para la Antártida marítima. La especie más abundante en la isla es *C. a. antarcticus* (18 individuos) (Tabla 2 del Anexo 1).

En la Isla Cuverville únicamente se registran dos especies en una campaña de campo, *F. grisea* y *C. a. antarcticus*, siendo la segunda más abundante que la primera (Tabla 2 del Anexo 1). No se encuentran especies exóticas, lo cual resulta llamativo dado que la isla constituye la localidad estudiada que recibe mayor número de visitantes (Figura 2.3). Sin embargo, estos resultados son lógicos dado que únicamente se tomó una muestra en la campaña 2012 en una zona de pingüinera donde la presencia humana es baja. Por lo tanto, muestreos futuros en diferentes microhábitats y campañas contribuirán a incrementar el censo de especies en la isla.

Finalmente, en Punta Cierva se han obtenido cuatro especies durante dos campañas de campo. Las especies obtenidas (*F. grisea*, *C. a. antarcticus*, *C. badasa* y *F. octooculata*) coinciden con el "set básico de especies" para la Antártida marítima, a excepción de *F. woyciechowskii* y *T. mixta*, que podrían aparecer en muestreos futuros. La especie más abundante en esta localidad es *C. badasa* (740 individuos) (Tabla 2 del Anexo 1).

De todas estas especies registradas, se citan por primera vez en esta tesis doctoral las especies *A. brucei* en Isla Livingston, *F. woyciechowskii* y *C. badasa* en Isla Greenwich, *C. succinea* y *F. punctata* en Isla Decepción, *F. grisea* en Isla Cuverville y *C. badasa* en Punta Cierva. Además, de las 10 especies de Isla Barrientos anteriormente comentadas.

La anterior distribución de especies en las seis localidades analizadas coincide con los grupos 5 y 6 de la presente tesis, es decir, con los grupos básicos de especies para la Antártida marítima y las islas subantárticas. Además, en las islas Barrientos, Greenwich, Livingston y Decepción se registran especies propias del Grupo 7, correspondiente a las islas subantárticas. Por lo tanto, los resultados

obtenidos en las campañas de campo son totalmente congruentes con la información aportada por la literatura científica especializada previamente consultada.

10.3. INFLUENCIA DEL AMBIENTE EN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS COLÉMBOLOS DE LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA

Los patrones de distribución espacial de los Colémbolos en la Antártida se pueden ver afectados por factores locales, tales como la presencia de vertebrados marinos que tienden a incrementar el contenido en nutrientes de la zona (BOKHORST & CONVEY, 2016), y por factores como la latitud, altitud, distancia al mar, temperatura y la disponibilidad de agua (CARUSO *et al.*, 2009).

De los resultados obtenidos, se deduce que la distribución y abundancia de Colémbolos en las localizaciones antárticas analizadas no dependen directamente de un único factor, sino que están influidos por muchos factores edáficos y ambientales, además de requerimientos específicos de cada especie. Este hallazgo concuerda con los resultados derivados de la bibliografía. Por ejemplo, la humedad del suelo es un factor limitante para los Colémbolos acorde a diferentes autores (TILBROOK, 1967a; VERHOEF & SELM, 1983; KENNEDY, 1993; HOPKIN, 1997; CONVEY *et al.*, 2003; HAYWARD *et al.*, 2004). Sin embargo, la disponibilidad de agua en las regiones subantártica y marítima no parece suponer un factor limitante. Así, en la Isla de Barrientos este parámetro no se identifica como una variable clave en la abundancia de estos organismos, debido a que la humedad del suelo en esta localización no supone un problema, como consecuencia de la sinergia entre precipitaciones en forma líquida durante el verano austral e influencia de las brisas marinas cargadas de humedad. De forma semejante, en la Isla Decepción la humedad no constituye un factor limitante para las comunidades de Colémbolos, debido al efecto combinado entre los factores anteriormente comentados y la elevada carga de humedad ligada a las fumarolas de la isla, tal y como se constata en las poblaciones analizadas en Bahía Balleneros.

Ahora bien, otra serie de variables edáficas y ambientales son determinantes en la abundancia, riqueza y diversidad de Colémbolos en la Antártida marítima. A continuación, se analizan las variables más relevantes para esta investigación.

La altitud es una variable que determina la presencia de especies puesto que se relaciona con los microhábitats disponibles. Es decir, una mayor altitud implica una mayor presencia de vegetación en las islas subantárticas y zonas costeras de la Península Antártica, y por lo tanto, un mayor número de microhábitats disponibles para los Colémbolos. En contraposición, una menor altitud se asocia a las zonas costeras, y por lo tanto favorece sólo a determinadas especies, como es el caso de *H. viatica* y *A. brucei*, que son comunes en estas áreas (TILBROOK, 1967a; ARBEA & JORDANA, 1991; GREENSLADE &

VAN KLINKEN, 1994; THIBAUD, 2007). En la Isla Decepción, la mayor riqueza y diversidad de especies se localiza en áreas con una altitud intermedia (20 a 100 m), que son las zonas que presentan una mayor variedad de microhábitats. La pendiente también influye en la abundancia de Colémbolos. De esta manera, una cierta pendiente favorece la presencia de determinadas especies, especialmente del género *Folsomotoma*, dado que presentan un tamaño de furca más grande que otras especies identificadas en este estudio, lo cual se relaciona con la accesibilidad a los entornos de mayores pendientes. *C. a. antarcticus* predomina en los ambientes con mayor altitud y pendiente, es decir, en las áreas elevadas alejadas de la costa.

Otras variables ambientales también contribuyen a incrementar la abundancia y riqueza de Colémbolos, aunque en menor medida. Entre estos factores se incluyen la orientación del sustrato y la huella humana. Aunque hay más Colémbolos en las orientaciones sur y en zonas con menor presión antrópica, esta tendencia no es tan fuerte como los patrones debidos a las variables ambientales anteriormente citadas. Lo mismo sucede con otras variables edáficas como la cantidad de materia orgánica/contenido de carbono total y la actividad de la enzima ureasa, indicativa de la descomposición microbiana. Ambas se relacionan positivamente con la abundancia y riqueza de Colémbolos, aunque la menor disponibilidad de datos en este caso no permite confirmar con contundencia su contribución a los patrones locales de distribución espacial de los Colémbolos antárticos.

Los microhábitats disponibles constituyen otra variable de interés para la distribución de los Colémbolos. Desde las primeras investigaciones (TILBROOK, 1967a ; USHER & BOOTH, 1984; CONVEY & SMITH, 1997), se constata que el tipo de microhábitat es determinante para la fauna colembológica presente. En este estudio la riqueza y diversidad de especies se relacionan de forma directa con el tipo de ambiente. Los microhábitats que presentan una mayor riqueza de especies son las zonas con vegetación y los suelos ornitogénicos, lo cual se vincula con una mayor disponibilidad de nutrientes en estas zonas. En la Isla Barrientos, el microhábitat con mayor abundancia colembológica se localiza en un revolcadero de elefantes marinos del sur y en zonas con vegetación. En la Isla Decepción el patrón es parecido, con una riqueza mayor en terrazas y laderas con vegetación seguidas por los ambientes ornitogénicos.

Las especies nativas que explotan una mayor variedad de microhábitats son *C. a. antarcticus*, *C. badasa*, *F. octooculata* y *M. caeca*, siendo la primera especie la que presenta la mayor abundancia para la mayoría de los microhábitats en los que se localiza. El resto de las especies presentan unas abundancias bajas, excepto para las zonas con vegetación. La mayor abundancia de *C. a. antarcticus* se encuentra en los suelos ornitogénicos y las zonas con *P. crispa* en Isla Barrientos, lo cual es lógico puesto que esta alga domina los ambientes de la isla y está ligada a los suelos nitrogenados con

elevada presencia de aves y mamíferos marinos (SCHOFIELD & AHMADJIAN, 1972; SMYKLA *et al.*, 2007). En Isla Decepción, se encuentran grandes densidades poblacionales para la especie en los suelos ornitogénicos y las anomalías geotérmicas en laderas, lo cual se relaciona con que la especie se localiza mayoritariamente entre los 20 a 40° C. La mayor abundancia de *C. badasa* se registra en zonas con vegetación y revolcaderos de elefantes marinos del sur en Isla Barrientos. La densidad de esta especie es especialmente elevada en terrazas con vegetación en Isla Decepción. *F. octooculata* sigue el mismo patrón que *C. badasa* en Isla Barrientos, sin embargo, en Isla Decepción se registran las mayores densidades poblacionales en los suelos ornitogénicos. *M. caeca* explota diferentes tipos de microhábitats en Isla Decepción, única localidad para la que se ha registrado la especie en este estudio. Las mayores densidades para esta especie se obtienen en terrazas con vegetación.

Otras especies nativas no explotan tantos microhábitats como las anteriormente citadas, pero también aparecen en distintos ambientes. Un caso llamativo es el de *A. brucei*, la cual se considera tradicionalmente como propia de zonas costeras, apareciendo siempre en playas con baja pendiente, normalmente asociada a algas, y de forma aislada fuera de este hábitat. En esta tesis doctoral, se constata la presencia de *A. brucei* fuera de la zona de influencia marina, encontrándose en un sendero en el centro de la Isla Barrientos, así como en laderas y terrazas con vegetación y zonas de ladera con anomalías geotérmicas de la Isla Decepción. Esto se puede deber a la dispersión de especies como consecuencia del impacto humano ejercido en estas islas, unas de las que reciben más visitas por año dentro de las Islas Shetland del Sur. No obstante, la presencia de *A. brucei* en estos ambientes no estrictamente costeros también puede deberse a que posea una plasticidad ecológica mayor de lo que previamente se pensaba, lo que le permite establecerse en otros ambientes más allá de las playas, donde es habitual, en caso de poder acceder a los mismos, ya sea por dispersión aérea o por desplazamientos progresivos de los individuos en busca de nuevos territorios.

Con respecto a las especies exóticas, *H. viatica* explota una gran variedad de ambientes, dado que se encuentra muy extendida en todos los microhábitats analizados, con elevadas densidades en anomalías geotérmicas en playas y terrazas con vegetación, aunque también se constata una gran abundancia en suelos sin vegetación, confirmando su gran capacidad para explotar los recursos disponibles. Las otras especies exóticas identificadas en esta tesis doctoral se consideran raras (presentes en un microhábitat) en las áreas analizadas en la Antártida marítima.

Por otro lado, hay que tener en cuenta que la presencia de grandes densidades de *H. viatica*, *C. a. antarcticus* y *F. grisea* en determinadas muestras, tiende a incrementar la abundancia poblacional de Colémbolos en un microhábitat determinado. Esto se debe a que estas tres especies tienden a aparecer en densas agregaciones de individuos (MERTENS & BOURGOIGNIE, 1975; SCHULTE *et al.*, 2008).

El último factor ambiental analizado en la presente tesis es la temperatura edáfica. La hipótesis de partida en referencia a esta variable era que las especies exóticas tienden a establecerse con éxito en las anomalías geotermales de la Isla Decepción, en base a que estas especies muestran una marcada preferencia por las temperaturas elevadas, aclimatándose mejor que las especies nativas (CHOWN *et al.*, 2007; GREENSLADE & COVEY, 2012). Los resultados obtenidos indican que las especies exóticas no presentaron la preferencia por las zonas cálidas esperada, al menos no en el rango completo de éstas ni para todas las especies. Las tres especies exóticas, de las seis registradas, *M. macrochaeta*, *D. cebennaria* y *P. fimata* únicamente se localizan en zonas con temperatura $< 10^{\circ}\text{C}$. *C. succinea* se localiza en áreas con una temperatura comprendida entre 10 y 20°C . *P. minuta* se registra en todos los rangos de temperatura analizados, especialmente entre 20 a 40°C . La última especie exótica registrada, *H. viatica*, se encuentra en los cuatro rangos de temperatura analizados, pero fundamentalmente $< 20^{\circ}\text{C}$. Por lo tanto, no se observa una tendencia clara entre el estatus exótico y la presencia en zonas con anomalías térmicas positivas. Por otro lado, de las nueve especies nativas registradas en la isla, únicamente tres especies se ubican exclusivamente $< 10^{\circ}\text{C}$, es decir, *T. mixta*, *F. grisea* y *F. woyciechowskii*, lo que implica que las otras seis especies pueden ocupar las zonas más cálidas de la isla. Estos resultados son los que determinan que no se pueda apoyar la hipótesis nula de que las anomalías térmicas favorecen la introducción de especies exóticas. De todas las especies registradas en la Isla Decepción, la especie nativa *C. a. antarcticus* y la especie exótica *H. viatica* son las que mejor toleran las condiciones de temperatura extremas. Esto es consistente con lo que sucede en otras regiones del planeta (Ártico), donde los individuos de la familia Hypogastruridae muestran una mayor resistencia al calor que los de la familia Onychiuridae, lo que determina que los individuos de esta última familia se desplacen a mayor profundidad en el perfil del suelo buscando un refugio potencial más frío (HODKINSON *et al.*, 1996). Esto sucede en esta investigación con las especies euedáficas, que se ubican en áreas con temperaturas por debajo de los 10°C .

SØMME (1981) constató que los Colémbolos no son tolerantes a la congelación, y por lo tanto su habilidad para sobrevivir a las bajas temperaturas depende de que sus fluidos corporales no se congelen, evitando la formación de hielo nucleadores e incrementando los agentes anticongelantes en la hemolinfa (polioles, azúcares, aminoácidos). La producción de anticongelantes es energéticamente cara y ocurre únicamente durante el otoño y el invierno. Sin embargo, la producción de anticongelantes no es suficiente para prevenir la formación de hielo nucleadores, también se requiere suprimir la ingesta de alimento para evitar compuestos que podrían desencadenar la formación de hielo. Estos procesos fisiológicos se desencadenan cuando la temperatura del suelo desciende por debajo de 0°C (EISENBEIS & MEYER, 1999; HOGG & STEVENS, 2002). Por lo tanto, las especies de la Antártida podrían estar sometidas a un estrés térmico, como consecuencia de las bajas temperaturas, que se vería

aliviado por las temperaturas más suaves de las áreas geotermales. Tal y como se constata en esta investigación, las especies identificadas en la Isla Decepción se localizan de manera preferente en temperaturas antárticas habituales ($<10^{\circ}\text{C}$), concentrándose especialmente entre los 5 a 10°C (Figura 5 del Anexo 4), por consiguiente, se evita la entrada en los procesos fisiológicos de ahorro energético comentados anteriormente, al menos durante gran parte del verano austral, a la vez que se sitúan en un rango de temperatura para el cual están fisiológicamente adaptadas.

El patrón que se observa para las temperaturas elevadas es diferente (SØMME, 1981; SØMME & BLOCK, 1991; BLOCK *et al.*, 1994; EISENBEIS & MEYER, 1999). Por encima de 30°C la mortalidad de los individuos se incrementa, aunque en *C. a. antarcticus* la tolerancia al calor tiene un límite por encima de los 30°C (EVERATT *et al.*, 2013). El desarrollo embrionario de esta especie está muy marcado por la temperatura, con un desarrollo de los huevos tanto a temperaturas comprendidas entre 0 a 2°C como a temperaturas entre 18 a 21°C (SCHALLER & KOPESZKI, 1991). De ahí, la marcada plasticidad térmica de la especie.

Hay que tener en cuenta que todo lo expuesto anteriormente para la variable temperatura edáfica se basa en muestreos realizados durante cuatro campañas de campo en la Isla Decepción, en los cuales se muestrearon en mayor medida los microhábitats sin presencia de anomalías geotermales (Figura 8.3), es decir, que las zonas que se han muestreado mayoritariamente son las que presentan temperaturas antárticas habituales ($<10^{\circ}\text{C}$).

A modo de recapitulación, la abundancia de especies exóticas varía en función de la altitud, la pendiente, la huella humana y el microhábitat, mientras que la abundancia de las especies nativas varía en función de la altitud, la temperatura edáfica, la huella humana y el microhábitat, para los análisis efectuados en la presente investigación.

10.4. AMENAZAS GLOBALES Y LOCALES PARA LA FAUNA COLEMBOLÓGICA ANTÁRTICA

Las recientes actividades de monitoreo en la Antártida marítima y el norte de la Península Antártica han revelado una mayor distribución de Colémbolos exóticos, mayor de la que previamente se conocía (GREENSLADE *et al.*, 2012; RUSSELL *et al.*, 2014; HUGHES *et al.*, 2015). En esta investigación, se comprueba que estas especies están ampliamente distribuidas en función de un gradiente ambiental desde la región subantártica hasta la continental. En la región subantártica, se localizan en todas las islas, excepto en la Isla Heard, que es la única de esta región que carece de especies exóticas de Colémbolos (FRENOT *et al.*, 2005; THOMAS *et al.*, 2008). En la región marítima, las especies exóticas se localizan en las Islas Shetland del Sur y en la Península Antártica. En la región continental, se

encuentran en la Antártida Este y en la Tierra de Victoria del Sur. De todas las zonas comentadas, la Isla Macquarie (subantártica) es la que presenta una mayor riqueza de especies exóticas (16), seguida de las Islas Shetland del Sur (marítima) con ocho especies (Figura 5.2). El resto de localidades tienen seis o menos especies exóticas. Este patrón de distribución se puede ver incrementado como consecuencia de causas naturales y antrópicas. Entre las causas naturales, destacan los eventos de dispersión aérea, acuática y zoócora, o el incremento de temperatura como consecuencia del actual escenario de cambio climático. La expansión de especies exóticas de Colémbolos también puede asociarse a la actividad humana, ya sea por introducciones directas por ejemplo durante los desplazamientos de los turistas o los investigadores, o bien por medios indirectos como la presencia de fauna edáfica en suelos empleados en experimentos, como sucedió en Punta Cierva (ver el Capítulo 9 para más detalles).

Este gradiente ambiental en la presencia de especies exóticas se relaciona con la temperatura en superficie. Las islas subantárticas presentan una temperatura más elevada que la región continental, con una diferencia media de hasta 45° C durante el invierno austral (KENNEDY, 1993). GABRIEL *et al.* (2001) demostraron que la temperatura es un factor importante en la distribución de especies exóticas en la Isla Marion (subantártica). Según este estudio, estas especies prefieren los sitios más cálidos, húmedos y enriquecidos en materia orgánica. En este sentido, el incremento de la temperatura como consecuencia del cambio climático puede tener un efecto significativo sobre la fauna nativa, ya que las especies exóticas que se hayan establecido en una determinada localidad podrían cambiar su estatus de persistentes a invasoras afectando a las especies nativas, que se caracterizan por ciclos de vida más largos y menos capacidad de respuesta frente a cambios de temperatura, en contraposición a las especies exóticas, que tienen ciclos de vida más cortos y una mayor capacidad de respuesta frente al incremento de temperatura (BURN, 1984; SØMME & BLOCK, 1991; FRENOT *et al.*, 2005).

Los estudios de CHOWN *et al.* (2012) indican que el cambio climático en la Antártida en los próximos 100 años será variable en función de la localización geográfica. En este sentido, la Península Antártica y las Islas Shetland del Sur son las localizaciones donde se espera un mayor incremento de la temperatura, junto con las regiones costeras libres de hielo del mar de Ross y de la Antártida Este. En este contexto, las especies nativas de la familia Isotomidae analizadas en esta investigación serían capaces de aclimatarse al incremento de temperatura que se prevé para los próximos años, especialmente *C. a. antarcticus* dado que su desarrollo óptimo se sitúa entre 20 y 40° C, e incluso se encuentran poblaciones viables en anomalías geotermales de la Isla Decepción, por encima de los 40° C, confirmando su plasticidad térmica (WORLAND & CONVEY, 2001; PURAĆ *et al.*, 2008; EVERATT *et al.*, 2013). En contraposición, las especies de las familias Neanuridae y Onychiuridae analizadas en este trabajo no serían capaces de aclimatarse al incremento de temperatura en la Antártida propuesto por

CHOWN *et al.* (2012), dado que estas especies se encuentran aclimatadas a las bajas temperaturas de la Antártida ($<10^{\circ}\text{C}$), con un modo de vida euedáfico y hemiedáfico en las capas más profundas del suelo donde la temperatura es menor.

Es previsible que en las áreas propuestas por CHOWN *et al.* (2012) como las más afectadas por un posible incremento de las temperaturas se produzcan nuevos establecimientos de especies de Colémbolos exóticas. De esta forma, la tendencia esperada para los próximos años es que las especies exóticas *H. viatica*, *C. succinea* y *P. minuta* incrementen su área de distribución hacia zonas con una temperatura mayor. Las dos primeras especies analizadas, de la familia Hypogastruridae, muestran un desarrollo óptimo para las temperaturas comprendidas entre los 10 a 20°C , siendo especialmente destacable la plasticidad ecológica de *H. viatica*, para la que se han registrado poblaciones en anomalías geotermales de la Isla Decepción ($>40^{\circ}\text{C}$), y el amplio rango de distribución de la especie, tal y como se ha comentado anteriormente. *P. minuta* presenta un desarrollo óptimo en temperaturas comprendidas entre 20 y 40°C . Por lo tanto, la probabilidad de que prosperen estas especies de Colémbolos exóticas en localidades que experimenten un incremento de temperatura en la Antártida es muy elevada.

Además del anterior escenario de cambio climático, la bioinvasión de Colémbolos también podría incrementarse por efecto de la actividad humana. En la Antártida se localizan los denominados sitios y monumentos históricos, que son tumbas, edificios y objetos de interés histórico (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2001). Cuando se compara la distribución de los Colémbolos exóticos de la Antártida con la ubicación de los sitios históricos se observa que coinciden en gran medida, de manera que se podría explicar la presencia de especies exóticas como consecuencia de la sinergia que se establece entre la presencia histórica del hombre en la región y el trasiego de turistas (HUGHES & DAVIS, 1995). Todas las localidades colonizadas por Colémbolos exóticos en la Antártida soportan una intensa y creciente actividad turística, como es el caso de la Isla Barrientos y la Isla Decepción (PERTIERRA *et al.*, 2014; INTERNATIONAL ASSOCIATION OF ANTARCTICA TOUR OPERATORS, 2015). Los investigadores también pueden visitar las zonas a lo largo del verano austral, aunque en un número mucho más reducido que los turistas, que varía acorde a las necesidades de los proyectos de investigación desarrollados cada año. Sin embargo, CHOWN *et al.* (2012) demostraron que la transferencia de especies de manera inadvertida es más frecuente a través de los científicos y del personal de apoyo de éstos y de los turistas, que mediante los propios turistas. En cualquier caso, el riesgo de invasión biológica entre diferentes localizaciones antárticas remotas podría estar incrementando debido al continuo movimiento de los visitantes, facilitando translocaciones indeseadas e involuntarias. Sin embargo, esta hipótesis necesita ser testada.

De todo lo expuesto anteriormente, se deduce que en aquellas zonas de la Antártida donde se registran más visitas el patrón de distribución de los Colémbolos podría verse afectado tanto en la actualidad como en el futuro. De esta manera, el efecto combinado del incremento de temperatura junto con la presencia humana directa y/o indirecta constituyen un determinante clave en la distribución de las especies de Colémbolos en la Antártida. Según CHOWN *et al.* (2012) el riesgo de establecimiento de plantas vasculares exóticas se incrementará en las Islas Shetland del Sur y la Península Antártica en relación al cambio climático, lo cual podría generar una alteración de las comunidades edáficas nativas, tal y como se deduce de la presente investigación. En este sentido, se ha comprobado el efecto combinado del cambio climático y de la presión humana indirecta, a través del establecimiento de la gramínea exótica *P. pratensis* en la Península Antártica, lo cual modifica el hábitat colonizado desencadenando un impacto sobre los organismos autóctonos del medio.

El manual para las especies exóticas del Comité para la Protección del Medio Ambiente (COMMITTEE FOR ENVIRONMENTAL PROTECTION, 2011) aboga por una "respuesta rápida" ante el descubrimiento de cualquier especie exótica dentro del área del Tratado Antártico. La ausencia de protocolos internacionales de respuesta a las invasiones biológicas en la Antártida fue criticada por SMITH (2011). Como resultado del retraso en la acción de gestión, este autor postulaba que las especies exóticas podrían contar con más tiempo para su expansión. Esto es lo que sucedió en el caso de *Poa annua* en la Isla Rey Jorge (OLECH, 2003; OLECH & CHWEDORZEWSKA, 2011; MOLINA-MONTENEGRO *et al.*, 2012). Los primeros intentos de erradicar las especies exóticas en la Antártida se dirigieron a plantas aisladas (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 1996, 2010). Recientemente, se han llevado a cabo esfuerzos para hacer frente a poblaciones completas de *P. annua* en la Isla Rey Jorge (ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING, 2015; GALERA *et al.*, 2017), aunque el reto de eliminar las semillas todavía no se ha abordado totalmente (WÓDKIEWICZ *et al.*, 2013).

Los Colémbolos exóticos se han introducido en diferentes ambientes de la Península Antártica y el Arco de Scotia (HUGHES *et al.*, 2015). La introducción de fauna exótica podría desencadenar alteraciones en la fauna terrestre nativa, debido al aislamiento, los elevados niveles de endemismo y la ausencia generalizada de competición interespecífica (CHOWN & CONVEY, 2007; CONVEY, 2008). El primer invertebrado exótico registrado en las Islas Shetland del Sur en el año 1949 fue el Colémbolo *H. viatica*, encontrado en la Isla Decepción (HACK, 1949). Esta especie se registró incluso antes, en 1901, en la Isla Macquarie, región subantártica (CARPENTER, 1909). Estos hallazgos sugieren que la introducción, y al menos el establecimiento transitorio de especies exóticas, es probable que se haya estado produciendo desde que el hombre ha habitado en áreas antárticas adecuadas para su supervivencia, y posiblemente desde principios del siglo XIX cuando los primeros balleneros visitaron el norte de la Península Antártica y las Islas Shetland del Sur (DIBBERN, 2010). Las especies *M.*

macrochaeta y *P. minuta* se registraron por primera vez en la Isla Macquarie en el año 2008 (GREENSLADE, 2006, 2010). Originalmente, se introdujeron en el Hemisferio Sur y localizaciones más al norte por intervención humana mediante suelos importados, plantas y musgos (GREENSLADE, 1987, 2006). La Isla Decepción es hasta la fecha la localización más afectada por presencia de especies exóticas en la Antártida marítima y continental. Esto se puede relacionar con las condiciones ambientales de este enclave, con una elevada humedad como consecuencia de su situación marítima junto con la emisión de vapor de agua de las fumarolas, y con temperaturas más elevadas en relación a las islas vecinas, lo que implica unas condiciones más favorables para el establecimiento de ciertas especies de Colémbolos. Por ejemplo, la especie *P. minuta* se ubica exclusivamente en las áreas geotermales de Isla Decepción. Esta especie se registró por primera vez en las localidades de Bahía Balleneros y Cerro Caliente (Isla Decepción) en 2010 (GREENSLADE *et al.*, 2012). Con este trabajo se expande su distribución a Monte Pond, Perchuc Cone y Caleta Péndulo. La especie *C. succinea* se cita por primera vez en la Antártida en esta tesis doctoral. Esta especie se registró inicialmente en el año 2014 en Australia, siendo todos los individuos hembras (GREENSLADE *et al.*, 2014). Los experimentos desarrollados por SKARŻYŃSKI (2002) indican que esta especie tiene un desarrollo partenogenético. Por lo tanto, el desarrollo por partenogénesis podría haber permitido establecerse con éxito en la Isla Decepción.

Las tres especies exóticas obtenidas en esta tesis doctoral para la Isla Barrientos (*H. viatica* y *M. macrochaeta*) y la Isla Decepción (*C. succinea*), expanden el conocimiento actual sobre las especies exóticas en la Antártida marítima (GREENSLADE *et al.*, 2012; HUGHES *et al.*, 2015), sugiriendo que las prácticas de bioseguridad empleadas hasta la fecha podrían no ser adecuadas. La especie *H. viatica* está ampliamente distribuida en la Antártida marítima (FRENOT *et al.*, 2005; GREENSLADE & CONVEY, 2012; HUGHES *et al.*, 2015). Su presencia podría afectar a las especies de Colémbolos nativas, ya que esta especie parece capaz de desplazar a la especie nativa *C. a. antarcticus* en sitios costeros de Georgia del Sur (CONVEY *et al.*, 1999). En la Isla Barrientos, la presencia de *H. viatica* podría ser consecuencia de la actividad humana en la isla, debido a que se encontró en las cercanías de senderos y en playas visitadas por los turistas. La presencia de *M. macrochaeta* se podría asociar con la presencia de aves o mamíferos marinos que actuarían como un vector de dispersión. Sin embargo, ninguna de estas hipótesis se puede testar con los resultados obtenidos.

En la Isla Decepción, *H. viatica* se ha registrado en seis tipos de microhábitats (de un total de siete), la especie *P. minuta* se ha registrado en dos microhábitats, y las especies *C. succinea*, *D. cebennaria*, *P. fimata* y *M. macrochaeta* únicamente se han registrado en un microhábitat (Tabla 8.5). La presencia de *H. viatica* se podría deber a la presencia humana en la isla desde principios del siglo XIX, con el establecimiento de asentamientos humanos dedicados a la caza de focas y ballenas en la isla, lo cual

habría permitido la introducción accidental de esta especie (DIBBERN, 2010). *P. minuta* se localiza exclusivamente en zonas con anomalías geotermales en Isla Decepción, de las cuales dos, Monte Pond y Perchuc Cone, son Zonas Antárticas Especialmente Protegidas donde el acceso humano se limita a los permisos de visita (PERTIERRA & HUGHES, 2013). Por lo tanto, esta especie podría localizarse en estas dos zonas como consecuencia del tránsito humano. *C. succinea* sigue el mismo patrón, ya que se encontró en una ZAEP. *D. cebennaria* se encuentra en Caleta Péndulo, constituyendo el segundo registro en la isla tras la primera cita en el año 2010 en la misma localidad (GREENSLADE *et al.*, 2012). Por lo tanto, su presencia podría estar asociada a la actividad humana ligada a la visita de las ruinas de la estación chilena (GREENSLADE *et al.*, 2012), aunque este punto es frecuentado también por los científicos de forma regular durante el verano austral al formar parte de la red de seguimiento vulcanológico y sísmico de la isla. Las especies *M. macrochaeta* y *P. fimata* se caracterizan por un desarrollo partenogenético lo que les permite establecerse más rápidamente que aquellas especies con reproducción sexual (GREENSLADE *et al.*, 2012). La presencia de ambas especies podría estar ligada a la actividad humana en las localidades en las que se han encontrado, a través de la introducción de suelo y turba con musgo en la primera especie, y en huesos de ballenas en la playa en la segunda (GREENSLADE & WISE, 1984; GREENSLADE, 2006). La especie exótica *F. candida*, registrada por primera vez en la isla en el año 1984 por GREENSLADE & WISE (1984), no se ha encontrado en este estudio, aunque no sería extraño que volviera a ser recolectada en futuras campañas de campo dado su desarrollo partenogenético, el cual contribuye al éxito en su establecimiento.

Una consecuencia directa de la presión humana analizada en esta tesis doctoral, es el efecto que ejercen los visitantes sobre la fauna colembológica a través de sus pisadas en senderos de la Isla Barrientos (Capítulo 9). Las instalaciones presentes en la Antártida (bases científicas, campamentos) también implican un impacto para los Colémbolos. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que aunque los impactos derivados de la actividad humana en la Antártida (turismo, investigación, personal, instalaciones o senderos) pueden afectar a este grupo taxonómico, seguramente el efecto directo sobre estas poblaciones sea poco importante en términos globales, es decir, la presión que ejercen los visitantes en los senderos de Isla Barrientos sobre los Colémbolos no se espera que derive en la extinción de ninguna especie.

Otro aspecto fundamental relacionado con la presencia humana es la translocación de fauna entre diferentes localidades antárticas. Esto es especialmente importante en lo que a especies exóticas se refiere. Así, *H. viatica* se confirma como la especie exótica con el mayor potencial colonizador y capacidad para establecerse en diferentes regiones de la Antártida (GREENSLADE, 2002), dado su elevado patrón de distribución que continúa aumentando. Esto se relaciona con la elevada plasticidad ecológica de la especie, con una elevada capacidad para adaptarse a diferentes condiciones edáficas

(temperatura, resistencia a la penetración del suelo o ausencia de vegetación en el sustrato) tal y como se constata en esta tesis doctoral.

Para reducir el impacto de las especies exóticas de flora y fauna dentro del área del Tratado Antártico, se requiere aplicar medidas como las propuestas por HUGHES *et al.* (2015) y HUGHES & PERTIERRA (2016). Estas incluyen una mejor educación a todos los visitantes de la Antártida, prácticas de bioseguridad en todas las operaciones antárticas, monitoreo de aquellos sitios con una elevada actividad para evitar posibles introducciones de especies exóticas, desarrollo de planes de contingencia incluyendo protocolos de erradicación y elaboración de directrices sobre cómo responder a la introducción de especies exóticas en el marco de los planes de gestión de las áreas protegidas. En el caso de los Colémbolos, los protocolos de erradicación no son efectivos. Este grupo taxonómico cuando se establece en una zona determinada es prácticamente imposible de erradicar debido a su reducido tamaño, lo que dificulta una manipulación de visu. Además, la furca de ciertas especies les proporciona una gran capacidad para el salto, de manera que se podrían desplazar fuera del área de trabajo durante la erradicación. Las especies partenogenéticas pueden prosperar de forma rápida, cuando encuentran una fuente de alimento adecuada y se reproducen activamente por partenogénesis. La distribución parcheada de los Colémbolos dificulta su identificación, y por lo tanto, la incapacidad de actuar de manera específica sobre unas especies y no sobre otras. Por todo ello, se hace necesario combinar varias estrategias para evitar nuevas introducciones, ya que se considera que esta opción es la única viable para evitar la llegada de nuevas especies no nativas. Estas estrategias serían:

1. Establecer y aplicar de forma rigurosa protocolos de bioseguridad comunes a todos los colectivos y actividades antárticas, aplicando siempre el Principio de Precaución, es decir, siempre que haya dudas mejor adoptar medidas restrictivas aunque no haya evidencia científica negativa sólida de que una actividad o una sustancia generan un impacto en el medio ambiente.
2. Mejorar el conocimiento científico relativo a los Colémbolos para conocer su estado de conservación y sus características básicas. En este caso, son fundamentales los monitoreos en zonas potencialmente conflictivas para la detección temprana de especies exóticas, tales como las Zonas Antárticas Especialmente Protegidas, o zonas cercanas a áreas con presencia de exóticas. También son importantes los estudios genéticos para valorar el problema de las translocaciones y los censos de especies para completar y revisar los "sets básicos de especies". Se hacen necesarios estudios en mayor profundidad de los requerimientos edáficos y ambientales para establecer áreas de distribución potencial por especie.
3. Divulgar la información científica entre los visitantes antárticos para concienciar del problema. Los datos se deberían presentar de una forma simple y directa. Las conclusiones y recomendaciones deben de ser claras, fáciles de comprender y robustas.

La adopción de estas estrategias por parte de los programas nacionales antárticos, los operadores turísticos y los visitantes de esta zona del planeta resulta imprescindible si se desea preservar el estado actual de la comunidad colembológica en un entorno único como es la Antártida.

CAPÍTULO 11

CONCLUSIONES



Este capítulo plasma las conclusiones más destacadas que se extraen de esta tesis doctoral.



A continuación, se resumen las principales aportaciones derivadas de la consecución de las diferentes investigaciones realizadas en la presente tesis doctoral en base a los objetivos general y específicos planteados inicialmente.

1. Análisis de la riqueza y distribución espacial de los Colémbolos en la Antártida (Capítulo 5).

En la Antártida se registran un total de 88 especies de Colémbolos, de las cuales 60 son nativas y 28 exóticas. La riqueza espacial es mayor en la región subantártica, a continuación en la marítima, y la menor riqueza de especies se localiza en la región continental. La mayor riqueza de especies corresponde a la familia Isotomidae.

Las localidades con mayor presencia de especies exóticas son la Isla Macquarie (subantártica) y las Islas Shetland del Sur (marítima).

Las especies nativas con mayor rango de distribución son *C. a. antarcticus*, *F. grisea* y *M. caeca*, mientras que las especies exóticas más extendidas son *H. viatica* y *C. denticulata*.

La fauna colembológica se distribuye en función de la presencia de la Línea de Gressitt, la cual diferencia claramente la región continental de las regiones subantártica y marítima, las cuales comparten numerosas especies de Colémbolos.

Se establecen ocho agrupamientos básicos de especies para la Antártida, los cuales se corresponden con diferentes regiones geográficas.

2. Estudio faunístico de los Colémbolos de la Antártida marítima (Capítulo 6).

Los 43072 individuos pertenecientes a 16 especies identificadas en seis localizaciones diferentes de la Antártida marítima, coinciden con el "set básico de especies" para la Antártida marítima.

Se cita por primera vez en la Antártida la especie exótica *C. succinea*, y se incrementa el registro de especies en Punta Cierva y en las islas Cuverville, Decepción, Livingston y Greenwich.

Se aportan ilustraciones de la antena, los ocelos, la mandíbula, el tubo ventral, el retináculo, la furca, el segmento abdominal V-VI con la disposición de los tricobotrios y los orificios genitales femenino y masculino esenciales para la identificación de *A. brucei* en la Antártida marítima.

Se reconocen variaciones morfológicas en la forma del mucrón, la quetotaxia o el patrón de pigmentación corporal en las especies *H. viatica* y *C. a. antarcticus*, que se podrían deber a procesos de polimorfosis del tipo epitoquia, ecomorfosis y ciclomorfosis.

3. *Colémbolos de Isla Barrientos. Primer censo y evaluación de los parámetros edáficos y ambientales que determinan su distribución (Capítulo 7).*

Se genera el primer censo de especies de Colémbolos para la Isla Barrientos, registrándose un total de 10 especies.

La especie nativa *C. a. antarcticus* es la más abundante en la Isla Barrientos, con elevadas densidades en las colonias de pingüinos cubiertas por el alga *Prasiola crispa*. Las especies menos comunes en la isla son: *Tullbergia mixta*, *Friesea bispinosa*, *Friesea woyciechowskii* y *Archisotoma brucei*.

Se han registrado dos especies exóticas en la Isla Barrientos: *H. viatica* y *M. macrochaeta*. La introducción de *H. viatica* probablemente esté relacionada con la actividad humana en la isla debido a su presencia a lo largo de los senderos.

Hay una serie de factores edáficos y ambientales que influyen en la riqueza y abundancia de especies de Colémbolos en la Isla Barrientos, que son la presencia de materia orgánica, la presencia de vegetación, la elevada actividad de la enzima ureasa (lo cual es indicativo de descomposición microbiana), y una cierta altitud. Por lo tanto, no hay un único factor del suelo que gobierne la presencia de estos organismos en la Isla Barrientos, con un requerimiento ambiental distinto para cada especie, como es de esperar dada la excepcional plasticidad ecológica de este grupo taxonómico.

4. *Colémbolos de Isla Decepción. Evaluación de los parámetros edáficos y ambientales que determinan la distribución de este grupo animal, con especial atención a las preferencias de temperatura en los ambientes geotermales de la isla (Capítulo 8).*

Se han registrado seis especies exóticas en Isla Decepción: *C. succinea*, *H. viatica*, *D. cebennaria*, *M. macrochaeta*, *P. fimata* y *P. minuta*. *C. succinea* constituye la primera cita para la Antártida, apuntando un establecimiento reciente de la especie en áreas geotermales de Isla Decepción. La especie más común es *H. viatica*. Se confirma el elevado potencial para establecerse en diferentes microhábitats de esta especie, formando grandes agregaciones de individuos especialmente en anomalías geotérmicas en playas y las terrazas con vegetación. Su presencia en la Antártida se podría remontar a la presencia de los primeros humanos en la región, tal y como se deduce de las fechas a las que corresponden sus primeras citas en esta zona del planeta (1901).

De las especies nativas de la Isla Decepción *C. a. antarcticus* es la más abundante, con elevadas densidades en laderas con presencia de fisuras geotermales.

La especie nativa *A. brucei* se concentra mayoritariamente en playas y zonas aledañas con presencias en laderas con vegetación y anomalías geotérmicas en laderas. Estos resultados confirman que no se trata de una especie tan especializada en la línea de costa como se pensaba anteriormente.

Los factores que favorecen los máximos valores de riqueza, abundancia y diversidad de especies de Colémbolos en la Isla Decepción son: altitud intermedia (20-100 m), pendiente elevada ($>10^\circ$), presión humana baja y orientaciones al sur. Se confirma que las especies exóticas son más comunes en playas y zonas adyacentes mientras que las especies nativas tienen una mayor presencia en las zonas con vegetación (terrazas y laderas). Con respecto a la temperatura, se observa que las especies de Colémbolos se distribuyen prioritariamente en zonas con temperaturas antárticas habituales ($<10^\circ$ C). Las familias Onychiuridae y Neanuridae se localizan únicamente en estas zonas, siendo las menos abundantes en la isla. Las especies de estas familias tienden a distribuirse en las capas más profundas del perfil edáfico donde las temperaturas son menores. La familia Isotomidae es tolerante a un amplio abanico de temperatura ($<10^\circ$ C a $>40^\circ$ C) como consecuencia de su modo de vida en la zona menos profunda del perfil del suelo, o en la superficie de éste. La especie nativa *C. a. antarcticus* y la especie exótica *H. viatica* son las que mejor toleran las condiciones térmicas extremas ($>40^\circ$ C).

5. Los Colémbolos como indicadores del Impacto Humano en la Antártida marítima (Capítulo 9).

Los senderos superior e inferior de Isla Barrientos difieren en la composición faunística de Colémbolos y en diferentes parámetros edáficos y ambientales. Ello permite seleccionar uno u otro en función de su diferente vulnerabilidad frente al uso humano.

Se constata la presencia de la especie exótica *H. viatica* en el sendero inferior de la isla.

Se cita por primera vez *C. badasa* en Punta Cierva.

Se demuestra que la gramínea invasora *P. pratensis* altera las poblaciones de Colémbolos nativas. La especie nativa *C. a. antarcticus* está ausente en la zona con *P. pratensis*, mientras que el resto de especies nativas reducen su abundancia.

Esta investigación refuerza la necesidad de una evaluación científica apropiada para apoyar las decisiones de gestión de los sitios vulnerables de la Antártida.

A modo de **conclusión final**, destacar que el conocimiento de la distribución de los Colémbolos en la Antártida se ha incrementado gracias a los estudios incluidos en la presente tesis, demostrando la gran plasticidad ecológica de este grupo taxonómico. Además, se confirma que la distribución de este

grupo animal en la Antártida depende de la combinación de varios factores edáficos y ambientales que varían según la especie considerada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUSTO, M. R., CASELLI, A. T., & DOS SANTOS AFONSO, M. (2004). Manifestaciones de piritas framboidales en fumarolas de la Isla Decepción (Antártida): Implicancias genéticas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 59 (1). 152-157.

AMANO, T., GONZÁLEZ-VARO, J. P. & SUTHERLAND, W. J. (2016). Languages Are Still a Major Barrier to Global Science. *PLOS Biology* 14 (12): e2000933.

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (1996). A grass (seed plant) found in Syowa Station Area, East Antarctica. *Information Paper 66, XX Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Utrecht. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 17/09/2016).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2001). Review of the List of Historic Sites and Monuments. *XXIV Antarctic Treaty Consultative Meeting*. St. Petersburg. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 19/04/2017).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2006). Management Plan for Antarctic Specially Protected Area No. 134. Cierva Point and offshore islands, Danco Coast, Antarctic Peninsula. *XXIX Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Edinburgh. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 03/02/2017).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2010). Eradication of a vascular plant species recently introduced to Whaler's Bay, Deception Island. *Information paper 43, XXXIII Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Punta del Este, Uruguay. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 18/09/2016).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2011). Management Plan for Antarctic Specially Protected Area No. 140. Parts of Deception Island, South Shetland Islands. *Measure 8, XXXIV Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Buenos Aires, Argentina. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 30/10/2016).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2012). Management Plan for Antarctic Specially Managed Area No. 4 Deception Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Measure 10, XXXV Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Hobart, Australia. En:

http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 07/03/2017).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2013). Management Plan for Antarctic Specially Protected Area No. 134. Cierva Point and offshore islands, Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Measure 5, XXXVI Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Brussels, Belgium. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 01/11/2016).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2015). Eradication of a non-native grass *Poa annua* L. from ASPA No 128 Western Shore of Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands. *Information paper 78, XXXVIII Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Sofia, Bulgaria. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=5 (consultado el 17/09/2016).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2016). Management Plan for Antarctic Specially Protected Area No. 126. Byers Peninsula, Livingston Island, South Shetland Islands. *Measure 4, XXXIX Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Santiago, Chile. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=5 (consultado el 28/10/2016).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2009a). *Annex I to the Protocol on Environmental Protection to the Antarctic Treaty: Environmental Impact Assessment. Measure 16*. En: http://www.ats.aq/e/cep_handbook.htm (consultado el 13/02/2017).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2009b). *Annex II to the Protocol on Environmental Protection to the Antarctic Treaty: Conservation of Antarctic Fauna and Flora. Measure 16*. En: http://www.ats.aq/e/cep_handbook.htm (consultado el 13/02/2017).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2009c). *Annex V to the Protocol on Environmental Protection to the Antarctic Treaty: Area Protection and Management. Measure 16*. En: http://www.ats.aq/e/cep_handbook.htm (consultado el 13/02/2017).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2014a). *Site Guidelines for Visitors. Barrientos Island - Aitcho Islands*. En: http://www.ats.aq/e/ats_other_siteguidelines.htm (consultado el 17/10/2016).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2014b). *Site Guidelines for Visitors. Cuverville Island*. En: http://www.ats.aq/e/ats_other_siteguidelines.htm (consultado el 17/10/2016).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2014c). *Site Guidelines for Visitors. Hannah Point*. En: http://www.ats.aq/e/ats_other_siteguidelines.htm (consultado el 19/10/2016).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2014d). *Site Guidelines for Visitors. Whalers Bay*. En: http://www.ats.aq/e/ats_other_siteguidelines.htm (consultado el 22/10/2016).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2014e). *Site Guidelines for Visitors. Baily Head*. En: http://www.ats.aq/e/ats_other_siteguidelines.htm (consultado el 22/10/2016).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2014f). *Site Guidelines for Visitors. Telefon Bay*. En: http://www.ats.aq/e/ats_other_siteguidelines.htm (consultado el 22/10/2016).

ANTARCTIC TREATY SECRETARIAT. (2014g). *Site Guidelines for Visitors. Pendulum Cove*. En: http://www.ats.aq/e/ats_other_siteguidelines.htm (consultado el 22/10/2016).

ARBEA, J. I. (2007). Descripción de un nuevo caso de ecomorfosis en *Hypogastrura conflictiva* Jordana y Arbea, 1992 y claves de identificación de las especies ibero-baleares del género *Hypogastrura* Bourlet, 1839 (Collembola, Hypogastruridae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 31: 115-125.

ARBEA, J. I. & JORDANA, R. (1991). Colémbolos de Navarra (Norte de la Península Ibérica). I. Orden Poduromorpha (Collembola). *Publicaciones de Biología de la Universidad de Navarra, Serie Zoológica* 22: 1-149.

AUSTRALIAN ANTARCTIC DATA CENTRE. (2004). *Biodiversity Database*. En: https://data.aad.gov.au/aadc/biodiversity/taxon_profile.cfm?taxon_id=113875 (consultado el 17/12/2016).

AUSTRALIAN ANTARCTIC DATA CENTRE. (2016). *Map 13351: Base map of Antarctica and the Southern Ocean*. En: https://data.aad.gov.au/aadc/mapcat/display_map.cfm?map_id=13351 (consultado el 01/11/2016).

AUSTRALIAN ANTARCTIC DATA CENTRE. (2017). *Composite Gazetteer of Antarctica*. En: <https://data.aad.gov.au/aadc/gaz/scar/> (consultado el 21/02/2017).

BAGYARAJ, D. J., NETHRAVATHI, C. J. & NITIN, K. S. (2016). Soil Biodiversity and Arthropods: Role in Soil Fertility. En: Chakravarthy, A. K. & Sridhara, S. (Eds.). *Economic and Ecological Significance of Arthropods in Diversified Ecosystems*: 17-51. Springer. Singapur. 422 pp.

BALKS, M. R., LÓPEZ-MARTÍNEZ, J., GORYACHKIN, S. V., MERGELOV, N. S., SCHAEFER, C. E. G. R. , SIMAS, F. N. B., ALMOND, P. C., CLARIDGE, G. G. C., MCLEOD, M. & SCARROW, J. (2013). Windows on Antarctic soil and scape relationships: comparison across selected regions of Antarctica. *Geological Society, London, Special Publications* 381 (1): 397-410.

BARALDO, A. & RINALDI, C. A. (2000). Stratigraphy and structure of Deception Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Journal of South American Earth Sciences* 13: 785-796.

- BARGAGLI, R., BROADY, P. A. & WALTON, D. W. H. (1996). Preliminary investigation of the thermal biosystem of Mount Rittmann fumaroles (northern Victoria Land, Antarctica). *Antarctic Science* 8 (2): 121-126.
- BASTMEIJER, K. & ROURA, R. (2004). Regulating Antarctic Tourism and the Precautionary Principle. *The American Journal of International Law* 98 (4): 763-781.
- BELLINGER, P. F., CHRISTIANSEN, K. A. & JANSSENS, F. (2016). *Checklist of the Collembola of the World*. En: <http://www.collembola.org/> (consultado el 09/11/2016).
- BERGSTROM, D. M. & CHOWN, S. L. (1999). Life at the front: history, ecology and change on southern ocean islands. *Trends in Ecology & Evolution* 14 (12): 472-477.
- BLOCK, W., WEBB, N. R., COULSON, S., HODKINSON, I. D. & WORLAND, M. R. (1994). Thermal adaptation in the Arctic collembolan *Onychiurus arcticus* (Tullberg). *Journal of Insect Physiology* 40 (8): 715-722.
- BOCKHEIM, J. G. (2014). Antarctic Soil Properties and Soilscares. En: Cowan, D. A. (Ed.). *Antarctic Terrestrial Microbiology. Physical and Biological Properties of Antarctic Soils*: 293-315. Springer, Berlin Heidelberg.
- BOCKHEIM, J. G. (2015). *The Soils of Antarctica*. Springer Verlag, New York. 322 pp.
- BOKHORST, S. & CONVEY, P. (2016). Impact of marine vertebrates on Antarctic terrestrial micro-arthropods. *Antarctic Science* 28 (03): 175-186.
- BOKHORST, S., HUISKES, A., CONVEY, P. & AERTS, R. (2007a). External nutrient inputs into terrestrial ecosystems of the Falkland Islands and the Maritime Antarctic region. *Polar Biology* 30: 1315-1321.
- BOKHORST, S., RONFORT, C., HUISKES, A., CONVEY, P. & AERTS, R. (2007b). Food choice of Antarctic soil arthropods clarified by stable isotope signatures. *Polar Biology* 30: 983-990.
- BÖLTER, M., BLUME, H. P., SCHNEIDER, D. & BEYER, L. (1997). Soil properties and distributions of invertebrates and bacteria from King George Island (Arctowski Station), maritime Antarctic. *Polar Biology* 18 (5): 295-304.
- BOOTH, R. G. & USHER, M. B. (1984). Arthropod communities in a maritime Antarctic moss-turf habitat: effects of the physical and chemical environment. *Journal of Animal Ecology* 53 (3): 879-893.
- BOSY, J. L. & READER, R. J. (1995). Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology* 9: 635-639.
- BOURGEOIS, A. & CASSAGNAU, P. (1973). Les perturbations morphogénétiques de type épitoque chez les Collembolles Hypogastruridae. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 277: 1197-1200.

BREMNER, J. M. (1965). Nitrogen availability indexes. En: Black, C. A., Evans, D. D., Ensminger, L. E., White, J. L. & Clark, F. E. (Eds.). *Methods of Soil Analysis*: 1324-1345. American Society of Agronomy, Part 2. Agronomy 9.

BRITISH ANTARCTIC SURVEY. (2017). *Antarctic wildlife*. En: <https://www.bas.ac.uk/about/antarctica/wildlife/> (consultado el 25/01/2017).

BROADY, P. A. (1979). Feeding studies on the collembolan *Cryptopygus antarcticus* Willem at Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey Bulletin* 48:37-46.

BROADY, P. A. (1989). Survey of algae and other terrestrial biota at Edward VII Peninsula, Marie Byrd Land. *Antarctic Science* 1 (3): 215-224.

BRYANT, H. M. (1945). Biology at East Base, Palmer Peninsula, Antarctica. Reports on Scientific Results of the United States Antarctic Service Expedition, 1939-1941. *Proceedings of the American Philosophical Society* 89 (1): 256-269.

BULAVINTSEV, V. I. (1990). Complezes of microarthropods of the Fildes Peninsula, Ardley and Nelson Island found during ecological monitoring in Antarctica. *Sovetskaia Antarkticheskaia Ekspeditsiia: Informatsionny Biulleten* 113:101-108.

BURN, A. J. (1984). Life cycle strategies in two Antarctic Collembola. *Oecologia* 64: 223-229.

CALVO, A. (1992). *La Antártida. Catedral del hielo*. McGraw-Hill, Madrid. 147 pp.

CARAPELLI, A., LEO, C. & FRATI, F. (2017). High levels of genetic structuring in the Antarctic springtail *Cryptopygus terranovus*. *Antarctic Science* 1-13.

CARL, M. J. (1907). Arthropodes, Collemboles. *Expédition Antarctique Française, 1903-1905. Sciences Naturelles Documents Scientifiques Arthropodes*, 2-4.

CARPENTER, G. (1902). Aptera: Collembola. En: *Report on the Collections of Natural History made in the Antarctic Regions during the Voyage of the "Southern Cross"*: 221-223. British Museum (Natural History). London. 344 pp.

CARPENTER, G. H. (1907). Scottish National Antarctic Expedition. "Scotia" Collections. Collembola from the South Orkney Islands. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 26: 473-483.

CARPENTER, G. H. (1908). *Insecta. Aptera*. National Antarctic Expedition 1901-1904. Natural History Report. Zoology, vol IV. 5 pp.

CARPENTER, G. H. (1909). On some subantarctic Collembola. Article XVII. En: Chilton, C. (Ed.). *The subantarctic islands of New Zealand. Philosophical Institute of Canterbury*: 377-383. Christchurch, New Zealand.

- CARPENTER, G. H. (1921). Insecta. *British Antarctic ("Terra Nova") Expedition, 1910. Natural History Report, Zoology* 3 (9): 259-267.
- CARUSO, T., HOGG, I. D., CARAPELLI, A., FRATI, F. & BARGAGLI, R. (2009). Large-scale spatial patterns in the distribution of Collembola (Hexapoda) species in Antarctic terrestrial ecosystems. *Journal of Biogeography* 36 (5): 879-886.
- CARUSO, T., TROKHYMETS, V., BARGAGLI, R. & CONVEY, P. (2013). Biotic interactions as a structuring force in soil communities: evidence from the micro-arthropods of an Antarctic moss model system. *Oecologia* 172 (2): 495-503.
- CARVALHO, F., BATISTA, A. & PINHEIRO, D. (2009). Composition and distribution of moss formations in the ice-free areas adjoining the Arctowski region, Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Iheringia Série Botânica* 64: 81-91.
- CASELLI, A. T., DOS SANTOS AFONSO, M., & AGUSTO, M. R. (2004). Gases fumarólicos de la Isla Decepción (Shetland del Sur, Antártida): variaciones químicas y depósitos vinculados a la crisis sísmica de 1999. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 59 (2): 291-302.
- CASSAGNAU, P. (1986). Les écomorphoses des collembolés. I. Déviation de la morphogenèse et perturbations histophysiologiques. *Annales de la Société Entomologique de France* 22: 7-33.
- CASSAGNAU, P. (1990). Des hexapodes vieux de 400 millions d'années: Les Collembolés. I. Biologie et évolution. *Annales Biologiques* 29 (1): 39-69.
- CHAPMAN, A. D. (2009). *Numbers of Living Species in Australia and the World*. 2^a ed. Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts. Australia.
- CHERNOVA, N. M., BOKOVA, A. I., VARSHAV, E. V., GOLOSHCHAPOVA, N. P. & SAVENKOVA, Y. Y. (2007). Zoophagy in Collembola. *Entomological Review* 87 (7): 799-811.
- CHOWN, S. L. & CONVEY, P. (2006). Biogeography. En: Bergstrom, D. M., Convey, P. & Huiskes, A. H. L. (Eds.). *Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems. Antarctica as a global indicator*: 55-70. Springer, Dordrecht. 369 pp.
- CHOWN, S. L. & CONVEY, P. (2007). Spatial and temporal variability across life's hierarchies in the terrestrial Antarctic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 362: 2307-2331.
- CHOWN, S. L., HUISKES, A. H. L., GREMMEN, N. J. M., LEE, J. E., TERAUDS, A., CROSBIE, K., FRENOT, Y., HUGHES, K. A., IMURA, S., KIEFER, K., LEBOUVIER, M., RAYMOND, B., TSUJIMOTO, M., WARE, C., DE VIJVER, B. V. & BERGSTROM, D. M. (2012). Continent-wide risk assessment for the establishment of nonindigenous species in Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (13): 4938-4943.

- CHOWN, S. L., SLABBER, S., MCGEOCH, M. A., JANION, C. & LEINAAS, H. P. (2007). Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 274: 2531-2537.
- CHRISTIANSEN, K. (1964). Bionomics of Collembola. *Annual Review of Entomology* 9: 147-178.
- CHRISTIANSEN, K. & BELLINGER, P. (1995). The biogeography of Collembola. *Polskie Pismo Entomologiczne* 64: 279-294.
- CHWEDORZEWSKA, K. J., GIELWANOWSKA, I., OLECH, M., MOLINA-MONTENEGRO, M. A., WÓDKIEWICZ, M. & GALERA, H. (2014). *Poa annua* L. in the maritime Antarctic: an overview. *Polar Record* 51: 637-643.
- COMMITTEE FOR ENVIRONMENTAL PROTECTION. (2011). *Non-native Species Manual*. Antarctic Treaty Secretariat, Buenos Aires. 28 pp.
- CONVEY, P. (1996). Overwintering strategies of terrestrial invertebrates in Antarctica - the significance of flexibility in extremely seasonal environments. *European Journal of Entomology* 93: 489-505.
- CONVEY, P. (2008). Non-native species in Antarctic terrestrial and freshwater environments: presence, sources, impacts and predictions. En: Rogan-Finnemore, M. (Ed.). *Non-native species in the Antarctic-proceedings*: 97-130. Gateway Antarctica, Christchurch.
- CONVEY, P. (2012). Polar Terrestrial Environments. En: Bell, E. M. (Ed.). *Life at Extremes: Environments, Organisms and Strategies for Survival*: 81-102. Cambridge. USA.
- CONVEY, P. & MCINNES, S. J. (2005). Exceptional Tardigrade-dominated Ecosystems in Ellsworth Land, Antarctica. *Ecology* 86 (2): 519-527.
- CONVEY, P. & QUINTANA, R. D. (1997). The terrestrial arthropod fauna of Cierva Point SSSI, Danco Coast, northern Antarctic Peninsula. *European Journal of Soil Biology* 33: 19-29.
- CONVEY, P. & SMITH, R. I. L. (1997). The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. *Antarctic Science* 9 (01): 12-26.
- CONVEY, P. & STEVENS, M. I. (2007). Antarctic Biodiversity. *Science* 317: 1877-1878.
- CONVEY, P., BLOCK, W. & PEAT, H. J. (2003). Soil arthropods as indicators of water stress in Antarctic terrestrial habitats? *Global Change Biology* 9: 1718-1730.
- CONVEY, P., CHOWN, S. L., CLARKE, A., BARNES, D. K. A., BOKHORST, S., CUMMINGS, V., DUCKLOW, H. W., FRATI, F., GREEN, T. G. A., GORDON, S., GRIFFITHS, H. J., HOWARD-WILLIAMS, C., HUISKES, A. H. L., LAYBOURN-PARRY, J., LYONS, W. B., MCMINN, A., MORLEY, S. A., PECK, L. S., QUESADA, A., ROBINSON, S. A., SCHIAPARELLI, S. & WALL, D. H. (2014). The spatial structure of Antarctic biodiversity. *Ecological Monographs* 84 (2): 203-244.

- CONVEY, P., GREENSLADE, P., ARNOLD, R. J. & BLOCK, W. (1999). Collembola of sub-Antarctic South Georgia. *Polar Biology* 22: 1-6.
- CONVEY, P., GREENSLADE, P. & PUGH, P. J. A. (2000). The terrestrial micro-arthropod fauna of the South Sandwich Islands. *Journal of Natural History* 34: 597-609.
- CONVEY, P., GREENSLADE, P., RICHARD, K. J. & BLOCK, W. (1996). The terrestrial arthropod fauna of the Byers Peninsula, Livingston Island, South Shetland Islands - Collembola. *Polar Biology* 16: 257-259.
- CORIA, N. R., MONTALTI, D., ROMBOLÁ, E. F., SANTOS, M. M., GARCIA BETOÑO, M. I. G. & JUARES, M. A. (2011). Birds at Laurie Island, South Orkney Islands, Antarctica: breeding species and their distribution. *Marine Ornithology* 39: 207-213.
- CORNEJO, R., HORN, N. & TROIAN, F. L. (1993). Geomorfología de Punta Fort William, Isla Greenwich, Islas Shetland del sur, Antártida. *Acta Antártica Ecuatoriana* 3 (1): 13-21.
- CORTE, A. (1961). La primera fanerógama adventicia hallada en el continente antártico. *Contribución del Instituto Antártico Argentino* 62: 3-16.
- COULSON, S. J., FJELLBERG, A., GWIAZDOWICZ, D. J., LEBEDEVA, N. V., MELEKHINA, E. N., SOLHØY, T., ERSÉUS, C., MARALDO, K., MIKO, L., SCHATZ, H., SCHMELZ, R. M., SØLI, G. & STUR, E. (2013). Introduction of invertebrates into the High Arctic via imported soils: the case of Barentsburg in the Svalbard. *Biological Invasions* 15: 1-5.
- COULSON, S. J., HODKINSON, I. D., WEBB, N. R. & HARRISON, J. A. (2002). Survival of terrestrial soil-dwelling arthropods on and in seawater: implications for trans-oceanic dispersal. *Functional Ecology* 16: 353-356.
- COULSON, S. J., HODKINSON, I. D., WOOLEY, C., WEBB, N. R., BLOCK, W., WORLAND, M. R., BALE, J. S. & STRATHDEE, A. T. (1996). Effects of experimental temperature elevation on high-arctic soil microarthropod populations. *Polar Biology* 16 (2): 147-153.
- CRIADO, C., ARCHE, A. & VILAS, F. (1992). Mapa geomorfológico preliminar de la Isla Decepción, Islas Shetland del Sur. En: López-Martínez, J. (Ed.) *Geología de la Antártida Occidental*. III Congreso Geológico de España y VIII Congreso Latinoamericano de Geología: 293-304. Salamanca. 358 pp.
- DAVIDSON, M. M. & BROADY, P. A. (1996). Analysis of gut contents of *Gomphiocephalus hodgsoni* Carpenter (Collembola: Hypogastruridae) at Cape Geology, Antarctica. *Polar Biology* 16: 463-467.
- DE IZARRA, D. C. (1972). *Pseudosorensia*, nuevo género de la familia Isotomidae (Insecta, Collembola). *Physis* 31 (82): 77-79.

DEHARVENG, L. (1981). Collemboles des Iles Subantarctiques de l'Océan Indien: mission J. Travé 1972-1973. Biologie des sols. *Comité National Français des Recherches Antarctiques* 48: 33-108.

DEHARVENG, L. & TRAVÉ, J. (1981). Écologie des Oribates (Acariens) et des Collemboles (Insectes) de Kerguelen. Biologie des sols. *Comité National Français des Recherches Antarctiques* 48: 109-140.

DEHEYN, D. D., GENDREAU, P., BALDWIN, R. J. & LATZ, M. I. (2005). Evidence for enhanced bioavailability of trace elements in the marine ecosystem of Deception Island, a volcano in Antarctica. *Marine Environmental Research* 60: 1-33.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. (1953). Collemboles marins de la zone souterraine humide des sables littoraux. *Vie et Milieu* 4 (2): 290-319.

DENIS, J. R. (1946). Collemboles recoltés par l'Expedition Antarctique Belge du S. Y. Belgica (1897-1899). *Bulletin du Musee Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 22 (3): 1-2.

DIBBERN, J. S. (2010). Fur seals, whales and tourists: a commercial history of Deception Island, Antarctica. *Polar Record* 46 (3): 210-221.

DINGWALL, P. R. (1995). *Progress in conservation of the Subantarctic Islands. Proceedings of the SCAR/IUCN Workshop on Protection, Research and Management of Subantarctic Islands*, Paimpont, France, 27-29 April, 1992. World Conservation Union, Gland.

DOWNIE, R. (2007). Deception Island. En: Riffenburgh, B. (Ed.). *Encyclopedia of the Antarctic*: 327-328. Routledge, New York.

DOWNIE, R. H., CONVEY, P., MCINNES, S. J. & PUGH, P. J. A. (2000). The non-marine invertebrate fauna of Deception Island (Maritime Antarctic): a baseline for a comprehensive biodiversity database. *Polar Record* 36 (199): 297-304.

EISENBEIS, G. & MEYER, E. (1999). Ecophysiological and morphological features of glacier-dwelling Collembola. En: Margesin, R. & Schinner, F. (Eds.). *Cold-Adapted Organisms: Ecology, Physiology, Enzymology and Molecular Biology*: 197-218. Springer-Verlag, Berlin. 416 pp.

ELLSTRAND, N. C. & SCHIERENBECK, K. A. (2000). Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 7043-7050.

EMERSON, B. C., CICONARDI, F., FANCIULLI, P. P. & SHAW, P. J. (2011). Phylogeny, phylogeography, phylobetadiversity and the molecular analysis of biological communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1576): 2391-2402.

- ERSKINE, P. D., BERGSTROM, D. M., SCHMIDT, S., STEWART, G. R., TWEEDIE, C. E. & SHAW, J. D. (1998). Subantarctic Macquarie Island - a model ecosystem for studying animal-derived nitrogen sources using ^{15}N natural abundance. *Oecologia* 117: 187-193.
- EVERATT, M. J., CONVEY, P., BALE, J. S., WORLAND, M. R. & HAYWARD, S. A. (2015). Responses of invertebrates to temperature and water stress: a polar perspective. *Journal of Thermal Biology* 54: 118-132.
- EVERATT, M. J., CONVEY, P., WORLAND, M. R., BALE, J. S. & HAYWARD, S. A. L. (2013). Heat tolerance and physiological plasticity in the Antarctic collembolan, *Cryptopygus antarcticus*, and mite, *Alaskozetes antarcticus*. *Journal of Thermal Biology* 38: 264-271.
- EVERETT, K. R. (1976). A Survey of the Soils in the Region of the South Shetland Islands and Adjacent Parts of the Antarctic Peninsula. *Institute of Polar Studies Report* 58.
- EWING, H. E. (1922). Notes on the occurrence and distribution of Antarctic land Arthropods (springtails and mites: Collembola and Acarina). *Entomological News* 33: 76-79.
- FAURE, G. & MENSING, T. M. (2010). *The Transantarctic Mountains: Rocks, Ice, Meteorites and Water*. Springer Science & Business Media. 804 pp.
- FJELLBERG, A. (1976). Cyclomorphosis in *Isotoma hiernalis* Schertt, 1893 (*mucronata* Axelson, 1900) syn. nov. (Collembola, Isotomidae). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 13 (2): 381-384.
- FJELLBERG, A. (1994). *The Collembola of the Norwegian Arctic Islands*. Norsk Polarinstitutt, Oslo. 57 pp.
- FRASER, C. I., TERAUDS, A., SMELLIE, J., CONVEY, P. & CHOWN, S. L. (2014). Geothermal activity helps life survive glacial cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (15): 5634-5639.
- FRATI, F., FANCIULLI, P. P., CARAPELLI, A., DELL'AMPIO, E., NARDI, F., SPINSANTI, G. & DALLAI, R. (2000). DNA sequence analysis to study the evolution of Antarctic Collembola. *Italian Journal of Zoology* 67 (1): 133-139.
- FRATI, F., SPINSANTI, G. & DALLAI, R. (2001). Genetic variation of mtCOII gene sequences in the collembolan *Isotoma klovstadi* from Victoria Land, Antarctica: evidence for population differentiation. *Polar Biology* 24: 934-940.
- FRENOT, Y., CHOWN, S. L., WHINAM, J., SELKIRK, P. M., CONVEY, P., SKOTNICKI, M. & BERGSTROM, D. M. (2005). Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. *Biological Reviews* 80: 45-72.

FRETWELL, P. T., LARUE, M. A., MORIN, P., KOOYMAN, G. L., WIENECKE, B., RATCLIFFE, N., FOX, A. J., FLEMING, A. H., PORTER, C. & TRATHAN, P. N. (2012). An emperor penguin population estimate: the first global, synoptic survey of a species from space. *PLoS One* 7 (4): e33751.

GABRIEL, A. G. A., CHOWN, S. L., BARENDSE, J., MARSHALL, D. J., MERCER, R. D., PUGH, P. J. A. & SMITH, V. R. (2001). Biological invasions of Southern Ocean islands: the Collembola of Marion Island as a test of generalities. *Ecography* 24 (4): 421-430.

GALERA, H., WÓDKIEWICZ, M., CZYZ, E., LAPINSKI, S., KOWALSKA, M. E., PASIK, M., RAJNER, M., BYLINA, P. & CHWEDORZEWSKA, K. J. (2017). First step to eradication of *Poa annua* L. from Point Thomas Oasis (King George Island, South Shetlands, Antarctica). *Polar Biology* 40 (4): 939-945.

GARCÍA, C., GIL, F., HERNÁNDEZ, T. & TRASAR, C. (2003). *Técnicas de análisis de parámetros bioquímicos en suelos: Medida de actividades enzimáticas y biomasa microbiana*. CEBAS-CSIC, Murcia.

GASTON, K. J., BLACKBURN, T. M. & GREGORY, R. D. (1999). Does variation in census area confound density comparisons? *Journal of Applied Ecology* 36:191-204.

GISIN, H. (1943). Okologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Revue Suisse de Zoologie* 50: 131-224.

GISIN, H. (1956). Nouvelles contributions au démembrement des espèces d'*Onychiurus* (Collembola). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 29 (4): 329-352.

GISIN, H. (1960). *Collembolenfauna Europas*. Museum D'Histoire Naturelle. Geneva, Switzerland. 312 pp.

GLANCE, G. (1945). Collembola of the United States Antarctic Service Expedition, 1939-1941. *Proceedings of the American Philosophical Society* 89 (1): 295.

GLOBAL BIODIVERSITY INFORMATION FACILITY. (2016). *Species database*. En: <http://www.gbif.org/species> (consultado el 11/11/2016).

GREENSLADE, P. (1986). Additions to the Collembolan fauna of Heard Island. *Records of the South Australian Museum* 19: 91-96.

GREENSLADE, P. (1987). Invertebrate conservation in the Antarctic and subantarctic. En: Major, J. D. (Ed.). *The role of invertebrates in conservation and biological survey*: 119-121. Western Australian Department of conservation and land management report.

GREENSLADE, P. (1990). Notes on the Biogeography of the free-living terrestrial invertebrate fauna of Macquarie Island with an annotated checklist. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 124 (1): 35-50.

GREENSLADE, P. (1992). New records of *Mesaphorura* (Collembola: Onychiuridae, Tullbergiinae) species from Australia, Macquarie Island and the Antarctic. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 116 (4): 141-143.

GREENSLADE, P. (1995). Collembola from the Scotia Arc and Antarctic Peninsula including descriptions of two new species and notes on biogeography. *Polskie Pismo Entomologiczne* 64: 305-319.

GREENSLADE, P. (1997). Are Collembola useful as indicators of the conservation value of native grasslands. *Pedobiologia* 41 (1): 215-220.

GREENSLADE, P. (2002). Assessing the risk of exotic Collembola invading subantarctic islands: prioritizing quarantine management. *Pedobiologia* 46: 338-344.

GREENSLADE, P. (2006). *The Invertebrates of Macquarie Island*. Australian Antarctic Division. Kingston. 344 pp.

GREENSLADE, P. (2007). The potential of Collembola to act as indicators of landscape stress in Australia. *Animal Production Science* 47 (4): 424-434.

GREENSLADE, P. (2010). Collembola fauna of the South Shetland Islands revisited. *Antarctic Science* 22 (3): 233-242.

GREENSLADE, P. (2015). Synonymy of two monobasic *Anurophorinae* genera (Collembola: Isotomidae) from the Antarctic Continent. *New Zealand Entomologist* 3 (2): 134-141.

GREENSLADE, P. & CONVEY, P. (2012). Exotic Collembola on subantarctic islands: pathways, origins and biology. *Biological Invasions* 14: 405-417.

GREENSLADE, P. & DEHARVENG, L. (1997). Revision of *Friesea* species (Collembola: Neanuridae) of Australia and offshore islands, with biogeographical notes and key to species. *Invertebrate Taxonomy* 11: 321-331.

GREENSLADE, P. & POTAPOV, M. (2012). An extreme case of epitoky in an australian Collembolon: *Isotopenola perterrens* sp. n. (Hexapoda: Collembola: Isotomidae). *Arthropod Systematics & Phylogeny* 70 (2): 85-94.

GREENSLADE, P. & POTAPOV, M. (2015). Biology, affinity and description of an unusual aquatic new genus and species of Isotomidae (Collembola) from high altitude lakes in Tasmania. *European Journal of Entomology* 112 (2): 334-343.

GREENSLADE, P. & VAN KLINKEN, R. D. (1994). Marine littoral and coastal Collembola on the subantarctic Macquarie Island. *Acta Zoologica Fennica* 195: 58-61.

GREENSLADE, P. & WISE, K. A. J. (1984). Additions to the collembolan fauna of the Antarctic. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 108 (4): 203-205.

GREENSLADE, P. & WISE, K. A. J. (1986). Collembola of Macquarie Island. *Records of the Auckland Institute and Museum* 23: 67-97.

GREENSLADE, P., BOYER, S. & WRATTEN, S. (2013). New records of springtails in New Zealand pasture: how well are our pastoral invertebrates known?. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 56 (2): 93-101.

GREENSLADE, P., IRESON, J. & SKARŻYŃSKI, D. (2014). Biology and key to the Australian species of *Hypogastura* and *Ceratophysella* (Collembola: Hypogastruridae). *Austral Entomology* 53: 53-74.

GREENSLADE, P., POTAPOV, M., RUSSELL, D. & CONVEY, P. (2012). Global Collembola on Deception Island. *Journal of Insect Science* 12: III.

GRESSITT, J. L. (1967). Notes on Arthropod Populations in the Antarctic Peninsula - South Shetland Islands - South Orkney Islands Area. *Antarctic Research Series* 10: 373-392.

GRESSITT, J. L. & LEECH, R. E. (1961). Insects habitats in Antarctica. *Polar Record* 10 (68): 501-504.

GRESSITT, J. L., LEECH, R. E. & WISE, K. A. J. (1963). Entomological investigations in Antarctica. *Pacific Insects* 5 (1): 287-304.

GUISANDE, C., VAAMONDE, A. & BARREIRO, A. (2011). *Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS*. Ediciones Díaz de Santos. España. 978 pp.

HACK, W. H. (1949). Nota sobre un colémbolo de la Antártida Argentina *Achorutes viaticus* Tullberg. *Notas del Museo de la Plata* 14: 211-212.

HARAN, T., BOHLANDER, J., SCAMBOS, T. & FAHNESTOCK, M. (2005). *MODIS Mosaic of Antarctica image map and surface snow grain size image*. National Snow and Ice Data Center catalogue number 280, digital media.

HAUS, N., SCHAEFER, C. E. G. R., BOCKHEIM, J. & PEREIRA, T. T. C. (2015). Bockheim, J. G. (Ed.). *The Soils of Antarctica*: 205-225. Springer Verlag, New York. 322 pp.

- HAWES, T. C., WORLAND, M. R., BALE, J. S. & CONVEY, P. (2008). Rafting in Antarctic Collembola. *Journal of Zoology* 274: 44-50.
- HAWES, T. C., WORLAND, M. R., CONVEY, P. & BALE, J. S. (2007). Aerial dispersal of springtails on the Antarctic Peninsula: implications for local distribution and demography. *Antarctic Science* 19 (1): 3-10.
- HAYWARD, S. A. L., BALE, J. S., WORLAND, M. R. & CONVEY, P. (2001). Influence of temperature on the hygropreference of the Collembolan, *Cryptopygus antarcticus*, and the mite, *Alaskozetes antarcticus* from the maritime Antarctic. *Journal of Insect Physiology* 47 (1): 11-18.
- HAYWARD, S. A. L., WORLAND, M. R., CONVEY, P. & BALE, J. S. (2003). Temperature preferences of the mite, *Alaskozetes antarcticus*, and the collembolan, *Cryptopygus antarcticus* from the maritime Antarctic. *Physiological Entomology* 28 (2): 114-121.
- HAYWARD, S. A. L., WORLAND, M. R., CONVEY, P., & BALE, J. S. (2004). Habitat moisture availability and the local distribution of the Antarctic Collembola *Cryptopygus antarcticus* and *Friesea grisea*. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 927-934.
- HECKMAN, C. W. (2001). *Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Collembola*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 408 pp.
- HENDRICKSON, J. R. & LUND, C. (2010). Plant community and target species affect responses to restoration strategies. *Rangeland Ecology & Management* 63: 435-442.
- HOBBS, G. J. (1968). The geology of the South Shetland Islands: IV. The geology of Livingston Island. *British Antarctic Survey Scientific Reports* 47: 1-34.
- HODGSON, D. A., GRAHAM, A. G. C., ROBERTS, S. J., BENTLEY, M. J., COFAIGH, C. O., VERLEYEN, E., VYVERMAN, W., JOMELLI, V., FAVIER, V., BRUNSTEIN, D., VERFAILLI, D., COLHOUN, E. A., SAUNDERSH, K. M., SELKIRK, P. M., MACKINTOSH, A., HEDDING, D. W., NEL, W., HALL, K., MCGLONE, M. S., VAN DER PUTTEN, N., DICKENS, W. A. & SMITH, J. A. (2014). Terrestrial and submarine evidence for the extent and timing of the Last Glacial Maximum and the onset of deglaciation on the maritime-Antarctic and sub-Antarctic islands. *Quaternary Science Reviews* 100: 137-158.
- HODKINSON, I. D., COULSON, S. J., WEBB, N. R. & BLOCK, W. (1996). Can high Arctic soil microarthropods survive elevated summer temperatures?. *Functional Ecology* 10 (3): 314-321.
- HOGG, I. D. & STEVENS, M. I. (2002). Soil Fauna of Antarctic Coastal Landscapes. En: Beyer, L. & Bölter, M. (Eds.). *Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes. Ecological Studies*, vol 154: 265-282. Springer-Verlag, Berlin.
- HOGG, I. D. & WALL, D. H. (2012). Polar Deserts. En: Bell, E. M. (Ed.). *Life at Extremes: Environments, Organisms and Strategies for Survival*: 176-195. Cambridge. USA.

- HOLDGATE, M. W. (1970). *Antarctic Ecology*. Academic Press, London.
- HOPKIN, S. P. (1997). *The Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press. Oxford. 330 pp.
- HORN, H., & ARRELLANO, H. (1990). El sitio de instalación de la Estación Científica Ecuatoriana en la Antártida. *Acta Antártica Ecuatoriana* 2: 91-98.
- HUGHES, K. A. & DAVIS, B. (1995). The management of tourism at historic sites and monuments. En: Hall, C. M. & Johnston, M. (Eds.). *Polar tourism: tourism in the Arctic and Antarctic regions*: 235-255. Wiley. 346 pp.
- HUGHES, K. A. & PERTIERRA, L. R. (2016). Evaluation of non-native species policy development and implementation within the Antarctic Treaty area. *Biological Conservation* 200: 149-159.
- HUGHES, K. A. & WORLAND, M. R. (2010). Spatial distribution, habitat preference and colonisation status of two alien terrestrial invertebrate species in Antarctica. *Antarctic Science* 22: 221-231.
- HUGHES, K. A., CONVEY, P., MASLEN, N. R. & SMITH, R. I. L. (2010). Accidental transfer of non-native soil organisms into Antarctica on construction vehicles. *Biological Invasions* 12 (4): 875-891.
- HUGHES, K. A., PERTIERRA, L. R., MOLINA-MONTENEGRO, M. A. & CONVEY, P. (2015). Biological invasions in terrestrial Antarctica: what is the current status and can we respond?. *Biodiversity and Conservation* 24 (5): 1031-1055.
- HUGHES, K. A., WALSH, S. P., CONVEY, P., RICHARDS, S. & BERGSTROM, D. M. (2005). Alien fly populations established at two Antarctic research stations. *Polar Biology* 28: 568-570.
- INTERNATIONAL ASSOCIATION OF ANTARCTICA TOUR OPERATORS (2015). *Tourism statistics*. <http://iaato.org/tourism-statistics> (consultado el 18/08/2015).
- INTERNATIONAL ASSOCIATION OF ANTARCTICA TOUR OPERATORS (2016). *Tourism statistics*. <http://iaato.org/tourism-statistics> (consultado el 18/10/2016).
- IVANOFF, S. S. (1913). Collembolles. En: *Deuxieme Expédition antarctique Française (1908–1910)*: 199-204. Paris, Masson.
- JANETSCHEK, H. (1967). Arthropod Ecology of South Victoria Land. *Antarctic Research Series* 10: 205-293.
- JANION-SCHEEPERS, C., DEHARVENG, L., BEDOS, A. & CHOWN, S. (2015). Updated list of Collembola species currently recorded from South Africa. *ZooKeys* 503: 55-88.
- JENSEN, M. & VEREDA, M. (2016). The Origins and Development of Antarctic Tourism Through Ushuaia as a Gateway Port. En: Schillat, M., Jensen, M., Vereda, M., Sánchez, R. A. & Roura, R.

Tourism in Antarctica: A Multidisciplinary View of New Activities Carried Out on the White Continent: 75-99. Springer International Publishing.

JOHNSON, G. L., KYLE, P. R., VANNEY, J. R. & CAMPSIE, J. (1982). Geology of Scott and Balleny Islands, Ross Sea, Antarctica, and morphology of adjacent seafloor. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 25 (4): 427-436.

JORDANA, R. & ARBEA, J. I. (1989). Clave de identificación de los géneros de Colémbolos de España (Insecta: Collembola). *Publicaciones de biología de la Universidad de Navarra. Serie Zoológica* 19: 1-32.

JORDANA, R., ARBEA, J. I., SIMÓN, C. & LUCIÁÑEZ, M. J. (1997). Collembola, Poduromorpha. En: Ramos, M. A. *et al.* (Eds.). *Fauna Ibérica*, vol. 8. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 807 pp.

KAPRUS, I. J., SHRUBOVYCH, J. J. & TARASHCHUK, M. V. (2006). *Catalogue of the Collembola and Protura of Ukraine*. State Natural History Museum NASU. 161 pp.

KENNEDY, A. D. (1993). Water as a Limiting Factor in the Antarctic Terrestrial Environment: A Biogeographical Synthesis. *Arctic and Alpine Research* 25 (4): 308-315.

KENNEDY, A. D. (1994). Simulated climate change: a field manipulation study of polar microarthropod community response to global warming. *Ecography* 17 (2): 131-140.

KENNEDY, A. D. (1999). Modeling the determinants of species distributions in Antarctica. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 31 (3): 230-241.

KRIVOLUTSKY, D. A., LEBEDEVA, N. V. & GAVRILO, M. V. (2004). Soil microarthropods in the feathers of Antarctic birds. *Doklady Biological Sciences* 397 (1): 342-345.

LARSON, D. L. & LARSON, J. L. (2010). Control of one invasive plant species allows exotic grasses to become dominant in northern Great Plains grasslands. *Biological Conservation* 143: 1901-1910.

LEINAAS, H. P. (1981). Cyclomorphosis in the furca of the winter active Collembola *Hypogastrura socialis* (Uzel). *Insect Systematics & Evolution* 12 (1): 35-38.

LIGGETT, D., STOREY, B., COOK, Y. & MEDUNA, V. (2015). *Exploring the Last Continent: An Introduction to Antarctica*. Springer. 597 pp.

LONGTON, R. E. (1988). *Biology of Polar Bryophytes and Lichens*. Cambridge University Press, Cambridge. 391 pp.

- LÓPEZ-MARTÍNEZ, J., SERRANO, E., SCHMID, T., MINK, S. & LINÉS, C. (2012). Periglacial processes and landforms in the South Shetland Islands (northern Antarctic Peninsula region). *Geomorphology* 155: 62-79.
- LUBBOCK, J. (1876). On a new Genus and Species of Collembola from Kerguelen Island. *Annals and Magazine of Natural History*, vol 18: 324.
- LUCIÁÑEZ, M. J. & SIMÓN, J. C. (1988). Morfología de los estados juveniles de *Mesaphorura macrochaeta* (Collembola: Tullbergiinae). *Actas III Congreso Ibérico de Entomología* 115-120.
- LUCIÁÑEZ, M. J. & SIMÓN, J. C. (2000). Estudio de la ecomorfosis en *Ceratophysella enganidensis* (Gisin, 1949) (Collembola, Hypogastruridae) de la Sierra de Gredos. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 24: 39-49.
- MALCICKA, M., BERG, M. P. & ELLERS, J. (2017). Ecomorphological adaptations in Collembola in relation to feeding strategies and microhabitat. *European Journal of Soil Biology* 78: 82-91.
- MALMSTRÖM, A. (2008). Temperature tolerance in soil microarthropods: Simulation of forest-fire heating in the laboratory. *Pedobiologia* 51 (5): 419-426.
- MANNING, R. E. (1979). Impacts of recreation on riparian soils and vegetation. *Water Resources Bulletin* 15: 30-43.
- MARCOS, M. A. (2004). Métodos de captura. En: Barrientos, J. A. (ed.). *Curso práctico de Entomología*: 27-45. Asociación Española de Entomología. Barcelona. 947 pp.
- MATALONI, G., GARRAZA, G. G., BÖLTER, M., CONVEY, P. & FERMANI, P. (2010). What shapes edaphic communities in mineral and ornithogenic soils of Cierva Point, Antarctic Peninsula?. *Polar Science* 4 (2): 405-419.
- MATALONI, G., TELL, G. & WYNN-WILLIAMS, D. D. (2000). Structure and diversity of soil algal communities from Cierva Point (Antarctic Peninsula). *Polar Biology* 23 (3): 205-211.
- MATEOS, E. & GREENSLADE, P. (2015). Towards understanding *Lepidocyrtus* Bourlet, 1839 (Collembola, Entomobryidae) I: diagnosis of the subgenus *Setogaster*, new records and redescrptions of species. *Zootaxa* 4044 (1): 105-129.
- MCGAUGHRAN, A., STEVENS, M. I., HOGG, I. D. & CARAPELLI, A. (2011). Extreme Glacial Legacies: A Synthesis of the Antarctic Springtail Phylogeographic Record. *Insects* 2: 62-82.
- MCGAUGHRAN, A., STEVENS, M. I. & HOLLAND, B. R. (2010a). Biogeography of circum-Antarctic springtails. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 48-58.

- MCGAUGHRAN, A., TORRICELLI, G., CARAPELLI, A., FRATI, F., STEVENS, M. I., CONVEY, P. & HOGG, I. D. (2010b). Contrasting phylogeographical patterns for springtails reflect different evolutionary histories between the Antarctic Peninsula and continental Antarctica. *Journal of Biogeography* 37: 103–119.
- MERTENS, J. & BOURGOIGNIE, R. (1975). Some aspects of locomotory activity and gregarious behaviour of *Hypogastrura viatica* tullbe 1872 (Collembola). *Oecologia* 20: 369-376.
- MOLINA-MONTENEGRO, M. A., CARRASCO-URRA, F., RODRIGO, C., CONVEY, P., VALLADARES, F. & GIANOLI, E. (2012). Occurrence of the non-native annual bluegrass on the Antarctic mainland and its negative effects on native plants. *Conservation Biology* 26: 717-723.
- MOORE, P. D. (2002). Biogeography: Springboards for springtails. *Nature* 418 (6896): 381-381.
- MORENO, C. E. (2000). Métodos para medir la biodiversidad. *Manuales y tesis Sociedad Entomológica Aragonesa*, vol. 1. CYTED, ORCYT/UNESCO & SEA. Zaragoza. 84 pp.
- MORGAN, F., BARKER, G., BRIGGS, C., PRICE, R. & KEYS, H. (2007). *Environmental Domains of Antarctica Version 2.0 Final Report*. Landcare Research New Zealand Ltd. 89 pp.
- MORRONE, J. J. (2002). Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29: 149-152.
- NAVAS, A., LÓPEZ-MARTÍNEZ, J., CASAS, J., MACHÍN, J., DURÁN, J. J., SERRANO, E., CUCHI, J. & MINK, S. (2008). Soil characteristics on varying lithological substrates in the South Shetland Islands, maritime Antarctica. *Geoderma* 144: 123-139.
- OCHYRA, R., SMITH, R. I. L. & BEDNAREK-OCHYRA, H. (2008). *The illustrated moss flora of Antarctica*. Cambridge University Press. Cambridge.
- OHYAMA, Y. & HIRUTA, S. (1995). The terrestrial arthropods of Sør Rondane in eastern Dronning Maud Land, Antarctica, with biogeographical notes. *Polar Biology* 15: 341-347.
- OLECH, M. (2003). Expansion of alien vascular plant *Poa annua* L. in the vicinity of the Henryk Arctowski station-a consequence of climate change? En: Olech, M. (Ed.). *The Functioning of Polar Ecosystems as Viewed Against Global Environmental Changes*: 89-90. XXIX International Polar Symposium.
- OLECH, M. & CHWEDORZEWSKA, K. J. (2011). The first appearance and establishment of an alien vascular plant in natural habitats on the forefield of a retreating glacier in Antarctica. *Antarctic Science* 23: 153-154.

OLSEN, S. R., COLE, C. V., WATANABE, F. S. & DEAN, L. A. (1954). *Estimation of Available Phosphorus in Soil by Extraction with Sodium Bicarbonate*. Department of Agriculture. Circular 939, U.S. Washington, DC.

O'NEILL, T. A., AISLABIE, J. & BALKS, M. R. (2015). Human Impacts on Soils. En: Bockheim, J. G. (Ed.). *The Soils of Antarctica*: 281-303. Springer Verlag, New York. 322 pp.

ORDÓÑEZ, N., YII, H., CÁRDENAS, W., AISYAH, S., MOREANO, H., RIOFRÍO, M., HUSSIN, A. & BURBANO, L. (2008). Estudio preliminar de la cobertura superficial en la Isla Greenwich, Antártida. *Revista Tecnológica ESPOL* 21 (1): 17-21.

ORGIAZZI, A., BARDGETT, R. D., BARRIOS, E., BEHAN-PELLETIER, V., BRIONES, M. J. I., CHOTTE, J-L., DE DEYN, G. B., EGGLETON, P., FIERER, N., FRASER, T., HEDLUND, K., JEFFERY, S., JOHNSON, N. C., JONES, A., KANDELER, E., KANEKO, N., LAVELLE, P., LEMANCEAU, P., MIKO, L., MONTANARELLA, L., MOREIRA, F. M. S., RAMIREZ, K. S., SCHEU, S., SINGH, B. K., SIX, J., VAN DER PUTTEN, W. H. & WALL, D.H. (2016). *Global Soil Biodiversity Atlas*. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg. 176 pp.

ORTIZ, R., VALENTÍN, A. & GRIMALT, J. (1987). Actividad fumaroliana en Decepción. Estudio preliminar. *II Simposio Español de Estudios Antárticos*. CSIC, Madrid. pp. 229-237.

PANAGIS, K. (1985). The influence of elephant seals on the terrestrial ecosystem at Marion Island. En: Siegfried, W. R., Condry, P. R. & Laws, R. M. (Eds.). *Antarctic Nutrient Cycles and Food Web*: 173-179. Springer-Verlag, Berlin, 702 pp.

PÉREZ, C. (2009). *Técnicas estadísticas multivariantes con SPSS*. Ibergarceta. Madrid. 390 pp.

PERTIERRA, L. R. & HUGHES, K. A. (2013). Management of Antarctic Specially Protected Areas: permitting, visitation and information exchange practices. *Antarctic Science* 25 (04): 553-564.

PERTIERRA, L. R., HUGHES, K. A., TEJEDO, P., ENRÍQUEZ, N., LUCIAÑEZ, M. J. & BENAYAS, J. (2017a). Eradication of the non-native *Poa pratensis* colony at Cierva Point, Antarctica: A case study of international cooperation and practical management in an area under multi-party governance. *Environmental Science & Policy* 69: 50-56.

PERTIERRA, L. R., HUGHES, K. A., VEGA, G. C., OLALLA-TÁRRAGA, M. Á. (2017b). High Resolution Spatial Mapping of Human Footprint across Antarctica and Its Implications for the Strategic Conservation of Avifauna. *PLoS ONE* 12 (1): e0168280.

PERTIERRA, L. R., LARA, F., BENAYAS, J. & HUGHES, K. A. (2013a). *Poa pratensis* L., current status of the longest-established non-native vascular plant in the Antarctic. *Polar Biology* 36: 1473-1481.

PERTIERRA, L., LARA, F., TEJEDO, P., QUESADA, A. & BENAYAS, J. (2013b). Rapid denudation processes in cryptogamic communities from Maritime Antarctica subjected to human trampling. *Antarctic Science* 25 (2): 318-328.

PERTIERRA, L. R., TEJEDO, P. & BENAYAS, J. (2014). Historical Developments, Drivers of Change and Future Scenarios for Human Activities on Deception Island. En: Tin, T., Liggett, D., Maher, P.T. & Lamers, M. (Eds.) *Antarctic Futures*: 193-211. Springer Netherlands. 360 pp.

POINSOT, N. (1965). Révision du genre *Archisotoma* Linnaniemi 1912. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 2 (3): 453-459.

PONGE, J. F., GILLET, S., DUBS, F., FÉDOROFF, E., HAESE, L., SOUSA, J. P. & LAVELLE, P. (2003). Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biology and Biochemistry* 35 (6): 813-826.

PORCO, D., BEDOS, A., GREENSLADE, P., JANION, C., SKARŻYŃSKI, D., STEVENS, M. I., VAN VUUREN, J. B. & DEHARVENG, L. (2012). Challenging species delimitation in Collembola: cryptic diversity among common springtails unveiled by DNA barcoding. *Invertebrate Systematics* 26: 470-477.

POTAPOV, M. (1991). *Antarctophorus*: a new genus of Isotomidae (Collembola) from Antarctica. *Revue d'Écologie et de Biologie du sol* 28 (4): 491-495.

POTAPOV, M. (2001). *Synopses on Palaearctic Collembola*. vol. 3: *Isotomidae*. Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz. Görlitz. Germany. 603 pp.

PRINTZ, J. L. & HENDRICKSON, J. R. (2015). Impacts of Kentucky Bluegrass Invasion (*Poa pratensis* L.) on Ecological Processes in the Northern Great Plains. *Rangelands* 37: 226-232.

PRYOR, M. E. (1962). Some environmental features of Hallett Station, Antarctica, with special reference to soil arthropods. *Pacific Insects* 4 (3): 681-728.

PURAĆ, J., BURNS, B., THORNE, M.A.S, GRUBOR-LAJŠIĆ, G., WORLAND, M.R. & CLARK, M.S. (2008). Cold hardening processes in the Antarctic springtail, *Cryptopygus antarcticus*: clues from a microarray. *Journal of Insect Physiology* 54: 1356-1362.

QUINTANA, R. D., CIRELLI, V. & ORGEIRA, J. L. (2000). Abundance and spatial distribution of bird populations at Cierva Point, Antarctic Peninsula. *Marine Ornithology* 28 (1): 21-27.

RAPOPORT, E. H. (1971). The geographical distribution of Neotropical and Antarctic Collembola. *Pacific Insects Monograph* 25: 99-118.

RICHARD, K. J., CONVEY, P. & BLOCK, W. (1994). The terrestrial arthropod fauna of the Byers Peninsula, Livingston Island, South Shetland Islands. *Polar Biology* 14: 371-379.

RISSE, C., BARALDO, A. & VIRAMONTE, J. G. (1992). Nuevos aportes al conocimiento de la geomorfología de la Isla Decepción, Islas Shetland del Sur. En: López-Martínez, J. (ed.) *Geología de la Antártida Occidental*. III Congreso Geológico de España y VIII Congreso Latinoamericano de Geología: 305-313. Salamanca. 358 pp.

ROGERS, A. D. (2012). Evolution and Biodiversity of Antarctic Organisms. A molecular perspective. En: Rogers, A. D., Johnston, N. M., Murphy, E. J. & Clarke, A. (Eds.). *Antarctic Ecosystems: An Extreme Environment in a Changing World*: 417-467. Wiley-Blackwell. 564 pp.

RUSEK, J. (1998). Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 7 (9): 1207-1219.

RUSEK, J. (2002). Do we have *Cryptopygus*-representatives (Collembola: Isotomidae) in Europe? *Pedobiologia* 46: 302-310.

RUSSELL, D. J., HOHBERG, K., POTAPOV, M., BRUCKNER, A., OTTE, V. & CHRISTIAN, A. (2014). Native terrestrial invertebrate fauna from the northern Antarctic Peninsula: new records, state of current knowledge and ecological preferences-Summary of a German federal study. *Soil Organisms* 86 (1): 1-58.

SALMON, J. T. (1949a). New Sub-Antarctic Collembola. *Cape Expedition Series Bulletin* 4: 1-56.

SALMON, J. T. (1949b). The Collembola of the United States Antarctic Service Expedition 1939-41. *Royal Entomological Society of London* 18:161-162.

SALMON, J. T. (1962a). New Collembola from 83° S in Antarctica. *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 2 (18): 147-152.

SALMON, J. T. (1962b). A new species and redescription of Collembola from Antarctica. *Pacific Insects* 4 (4): 887-894.

SALMON, J. T. (1964). An index to the Collembola. *Royal Society of New Zealand Bulletin* 7: 1-651.

SALMON, J. T. (1965). Two new genera of Antarctic Collembola. *Pacific Insects* 7 (3): 468-472.

SALMON, J. T. (1974a). Notes and drawings from type material of Collembola. *Zoology Publications from Victoria University of Wellington* 66 (12): 1-41.

SALMON, J. T. (1974b). Concerning the Collembola Tullbergiinae. *Zoology Publications from Victoria University of Wellington* 67 (12): 1-19.

SÁNCHEZ, R. (2007). *Antártida. Introducción a un continente remoto*. Albatros. Buenos Aires. 256 pp.

- SCAMBOS, T. A., HARAN, T. M., FAHNESTOCK, M. A., PAINTER, T. H. & BOHLANDER, J. (2007). MODIS-based Mosaic of Antarctica (MOA) data sets: Continent-wide surface morphology and snow grain size. *Remote Sensing of Environment* 111: 242-257.
- SCHALLER, F. & KOPESZKI, H. (1991). Zur Biologie von *Cryptopygus antarcticus* (Willem 1902). *Sitzungsber Österr Akad Wiss math-nat Kl Abt I* 198: 217-228.
- SCHOFIELD, E. & AHMADJIAN, V. (1972). Field Observations and Laboratory Studies of Some Antarctic Cold Desert Cryptogams. En: Llano, G. A. (Ed.). *Antarctic Terrestrial Biology*: 97-142. American Geophysical Union. Washington. 322 pp.
- SCHULTE, G. G., ELNITSKY, M. A., BENOIT, J. B., DENLINGER, D. L. & LEE, R. E. (2008). Extremely large aggregations of collembolan eggs on Humble Island, Antarctica: a response to early seasonal warming?. *Polar Biology* 31: 889-892.
- SERRANO, E. (2003). Paisaje natural y pisos geocológicos en las áreas libres de hielo de la Antártida Marítima (Islas Shetland del Sur). *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles* 35: 5-32.
- SHAW, P. & BENEFER, C. M. (2015). Development of a barcoding database for the UK Collembola: early results. *Soil Organisms* 87 (3): 197-202.
- SHAW, J. D., SPEAR, D., GREVE, M. & CHOWN, S. L. (2010). Taxonomic homogenization and differentiation across Southern ocean islands differ among insects and vascular plants. *Journal of Biogeography* 37: 217-228.
- SIMAS, F. N. B., SCHAEFER, C. E. G. R., MICHEL, R. F. M., FRANCELINO, M. R. & BOCKHEIM, J. G. (2015). Soils of the South Orkney and South Shetland Islands, Antarctica. En: Bockheim, J. G. (Ed.). *The Soils of Antarctica*: 227-273. Springer Verlag, New York. 322 pp.
- SKARŻYŃSKI, D. (2002). Parthenogenesis in *Ceratophysella succinea* Gisin, 1949 (Collembola: Hypogastruridae). *Polskie Pismo Entomologiczne* 71: 323-326.
- SKOTTSBERG, C. J. F. (1960). Remarks on the plant geography of the southern cold temperate zone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 152: 447-450.
- SLABBER, S., WORLAND, M. R., LEINAAS, H. P. & CHOWN, S. L. (2007). Acclimation effects on thermal tolerances of springtails from sub-Antarctic Marion Island: indigenous and invasive species. *Journal of Insect Physiology* 53 (2): 113-125.
- SMELLIE, J. L. (2001). Lithostratigraphy and volcanic evolution of Deception Island, South Shetland Islands. *Antarctic Science* 13 (2): 188-209.

SMITH, R. I. L. (1984). Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic. En: Laws, R. M. (Ed.). *Antarctic Ecology*, vol. 1: 61-162. Academic Press, London.

SMITH, R. I. L. (1996). Terrestrial and freshwater biotic components of the western Antarctic Peninsula. En: Ross, R. M., Hofmann, E. E. & Quetin, L. B. (Eds.). *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula*: 15-59. vol 70. American Geophysical Union, Washington, DC. 448 pp.

SMITH, R. I. L. (2011). Alien introductions-why are the Treaty Parties and COMNAP sitting on their hands?. *Antarctic Science* 23: 105.

SMYKLA, J., WOLEK, J. & BARCIKOWSKI, A. (2007). Zonation of vegetation related to penguin rookeries on King George Island, Maritime Antarctic. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39:143-151.

SOHLENIUS, B., BOSTRÖM, S. & JÖNSSON, K. I. (2004). Occurrence of nematodes, tardigrades and rotifers on ice-free areas in East Antarctica. *Pedobiologia* 48 (4): 395-408.

SOIL SURVEY DIVISION STAFF. (1993). *Soil Survey Manual*. Soil Conservation Service. U.S. Department of Agriculture Handbook 18, Govern. Print. Office, Washington, DC. 315 pp.

SOIL SURVEY STAFF. (2010). *Keys to soil taxonomy*, 11^a edición. USDA, National Resources Conservation Service, National Soil Survey Center, Lincoln, NE. 339 pp.

SØMME, L. (1980). Terrestrial arthropods from Vestfjella, Dronning Maud Land (Acari, Collembola), with notes on their taxonomy. *Insect Systematics & Evolution* 11 (1): 61-64.

SØMME, L. (1981). Cold tolerance of alpine, Arctic, and Antarctic Collembola and mites. *Cryobiology* 18 (2): 212-220.

SØMME, L. & BLOCK, W. (1991). Adaptations to alpine and polar environments in insects and other terrestrial arthropods. En: Denlinger, D. L. & Lee, R. E. (Eds.). *Insects at low temperature*: 318-359. Chapman and Hall. 513 pp.

SOO, R. M., WOOD, S. A., GRZYMSKI, J. J., McDONALD, I. R. & CARY, S. C. (2009). Microbial biodiversity of thermophilic communities in hot mineral soils of Tramway Ridge, Mount Erebus, Antarctica. *Environmental Microbiology* 11 (3): 715-728.

SPEIGHT, M. R., HUNTER, M. D. & WATT, A. D. (2008). Insects and climate. En: Speight, M. R., Hunter, M. D. & Watt, A. D. (Eds.). *Ecology of Insects Concepts and Applications*: 33-60. Wiley-Blackwell, Chichester.

STEVENS, M. I. & D'HAESE, C. A. (2016). Morphologically tortured: taxonomic placement of an Antarctic springtail (Collembola: Isotomidae) misguided by morphology and ecology. *Zoologica Scripta* 46 (2): 180-187.

STEVENS, M. I., FJELLBERG, A., GREENSLADE, P., HOGG, I. D., & SUNNUCKS, P. (2006). Redescription of the Antarctic springtail *Desoria klovstadi* using morphological and molecular evidence. *Polar Biology* 29 (10): 820-830.

STEVENS, M. I., GREENSLADE, P., HOGG, I. D. & SUNNUCKS, P. (2005). Southern Hemisphere Springtails: Could Any Have Survived Glaciation of Antarctica? *Molecular Biology and Evolution* 23 (5): 874-882.

STONEHOUSE, B. (2002). *Encyclopedia of Antarctica and the Southern Oceans*. Wiley. Chichester. 391 pp.

STRONG, J. (1967). Ecology of terrestrial arthropods at Palmer station, Antarctic Peninsula. *Antarctic Research Series* 10: 357-371.

TABATABAI, M. A. (1982). Soil enzymes. En: Page, A. L., Miller, E. M., & Keeney, D. R. (Eds.). *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*: 903-947. Soil Science Society of America, Inc., Madison.

TABATABAI, M. A. (1996). Soil organic matter testing: An overview. En: Magdoff, F. Tabatabai, M. A. & Hanlon, E. A. (Eds.). *Soil Organic Matter: analysis and Interpretation*: 1-10. Soil Science Society of America, Inc., Madison.

TATUR, A. (2002). Ornithogenic Ecosystems in the Maritime Antarctic - Formation, Development and Disintegration. In: Beyer, L. & Bölker, M. (Eds.). *Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes. Ecological Studies*, vol 154: 161-184. Springer-Verlag, Berlin.

TEJEDO, P., BENAYAS, J., CAJIAO, D., ALBERTOS, B., LARA, F., PERTIERRA, L. R., ANDRÉS-ABELLÁN, M., WIC, C., LUCIÁÑEZ, M. J., ENRÍQUEZ, N., JUSTEL, A. & RECK, G. K. (2016). Assessing environmental conditions of Antarctic footpaths to support management decisions. *Journal of Environmental Management* 177: 320-330.

TEJEDO, P., JUSTEL, A., BENAYAS, J., RICO, E., CONVEY, P. & QUESADA, A. (2009). Soil trampling in an Antarctic Specially Protected Area: tools to assess levels of human impact. *Antarctic Science* 21 (03): 229-236.

TEJEDO, P., PERTIERRA, L. R. & BENAYAS, J. (2014). Trampling the Antarctic: Consequences of pedestrian traffic on Antarctic soils. En: Tin, T., Liggett, D., Maher, P. T. & Lamers, M. (Eds.). *Antarctic Futures*: 139-161. Springer. Netherlands. 360 pp.

TEJEDO, P., PERTIERRA, L. R., BENAYAS, J., CONVEY, P., JUSTEL, A., & QUESADA, A. (2012). Trampling on maritime Antarctica: can soil ecosystems be effectively protected through existing codes of conduct?. *Polar Research* 31: 10888.

TERAUDS, A., CHOWN, S. L., MORGAN, F., J PEAT, H., WATTS, D. J., KEYS, H., CONVEY, P. & BERGSTROM, D. M. (2012). Conservation biogeography of the Antarctic. *Diversity and Distributions* 18: 726-741.

THIBAUD, J. M. (1977a). Intermue et températures léthales chez les insects collemboles arthropléones I. Hypogastruridae et Onychiuridae. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 14: 45-61.

THIBAUD, J. M. (1977b). Intermue et températures léthales chez les insects collemboles arthropléones II. Isotomidae, Entomobryidae et Tomoceridae. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 14: 267-278.

THIBAUD, J. M. (2007). Recent advances and synthesis in biodiversity and biogeography of arenicolous Collembola. *Annales de la Société entomologique de France* 43 (2): 181-185.

THIBAUD, J. M. & PALACIOS-VARGAS, J. G. (2001). Révision du genre *Archisotoma* Linnaniemi, 1912 (Collembola: Isotomidae). *Annales de la Société entomologique de France* 37 (3): 347-356.

THOMAS, D. N., FOGG, G. E., CONVEY, P., FRITSEN, C. H., GILI, J. M., GRADINGER, R., LAYBOURN-PARRY, J., REID, K. & WALTON, W. H. (2008). *The Biology of Polar Regions*. Oxford University Press, New York. 394 pp.

TILBROOK, P. J. (1967a). Arthropod Ecology in the Maritime Antarctic. *Antarctic Research Series* 10: 331-356.

TILBROOK, P. J. (1967b). The terrestrial invertebrate fauna of the Maritime Antarctic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B* 252: 261-278.

TIN, T., FLEMING, Z. L., HUGHES, K. A., AINLEY, D. G., CONVEY, P., MORENO, C. A., PFEIFFER, S., SCOTT, J. & SNAPE, I. (2009). Impacts of local human activities on the Antarctic environment. *Antarctic Science* 21: 3-33.

TIN, T., HEMMINGS, A. D. & ROURA, R. (2008). Pressures on the wilderness values of the Antarctic Continent. *International Journal of Wilderness* 14 (3): 7-12.

TORRICELLI, G., CARAPELLI, A., CONVEY, P., NARDI, F., BOORE, J. L. & FRATI, F. (2010a). High divergence across the whole mitochondrial genome in the "pan-Antarctic" springtail *Friesea grisea*: Evidence for cryptic species?. *Gene* 449 (1): 30-40.

TORRICELLI, G., FRATI, F., CONVEY, P., TELFORD, M. & CARAPELLI, A. (2010b). Population structure of *Friesea grisea* (Collembola, Neanuridae) in the Antarctic Peninsula and Victoria Land: evidence for local genetic differentiation of pre-Pleistocene origin. *Antarctic Science* 22 (06): 757-765.

TURNER, J., COLWELL, S. R., MARSHALL, G. J., LACHLAN-COPE, T. A., CARLETON, A. M., JONES, P. D., LAGUN, V., REID, P. A. & IAGOVKINA, S. (2005). Antarctic climate change during the last 50 years. *International Journal of Climatology* 25: 279-294.

TYNDALE-BISCOE, C. H. (1960). On the occurrence of life near the Beardmore Glacier, Antarctica. *Pacific Insects* 2 (2): 251-253.

USHER, M. B. & BOOTH, R. G. (1984). Arthropod communities in a maritime Antarctic moss-turf habitat: three-dimensional distribution of mites and Collembola. *Journal of Animal Ecology* 53 (2): 427-441.

VALVERDE, F. & ARCOS, F. (1990). Estudios preliminares de la cobertura vegetal en Punta Fort William-Isla Greenwich. *Acta Antártica Ecuatoriana* 2 (1): 47-55.

VAN DOOREMALEN, C., BERG, M. P. & ELLERS, J. (2013). Acclimation responses to temperature vary with vertical stratification: implications for vulnerability of soil-dwelling species to extreme temperature events. *Global Change Biology* 19 (3): 975-984.

VERHOEF, H. A. & SELM, A. V. (1983). Distribution and population dynamics of Collembola in relation to soil moisture. *Ecography* 6: 387-388.

VON MERSI, W. & SCHINNER, F. (1991). An improved and accurate method for determining the dehydrogenase activity of soils with idonitrotetrazolium chloride. *Biology and Fertility of Soils* 11 (3): 216-220.

WAHLGREN, E. (1906). Antarktische und Subantarktische Collembolen gesammelt von der schwedischen Sudpolarexpedition. *Wissenschaftliche Ergebnisse Schwedischen Sudpolar Expedition 1901-1903 V Zoologie* 19: 1-22.

WALKLEY, A. & BLACK, I. A. (1934). An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37: 29-38.

WALLWORK, J. A. (1973). Zoogeography of some terrestrial micro-Arthropoda in Antarctica. *Biological Reviews* 48: 233-259.

WASLEY, J., MOONEY, T. J. & KING, C. K. (2015). Soil Invertebrate Community Change over Fuel-Contaminated sites on a Subantarctic Island: An Ecological Field-Based Line of Evidence for Site Risk Assessment. *Integrated Environmental Assessment and Management* 12 (2): 306-314.

WEINER, W. M. (1980). *Friesea woyciechowskii* sp. n. (Collembola, Neanuridae) from King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Polskie Pismo Entomologiczne* 50: 491-495.

- WEINER, W. M. & NAJT, J. (1994). Une nouvelle espece de *Tillieria* (Collembola, Tullbergiinae) de l'île King George. *Polskie Pismo Entomologiczne* 63: 3-15.
- WILKES, C. (1845). *Narrative of the United States Exploring Expedition during the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842*. Whittaker, London. 372 pp.
- WILLEM, V. (1901). Les Collemboles recueillis par l'Expédition Antarctique Belge. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 45: 260-262.
- WILLEM, V. (1902). Collemboles. Resultats du Voyage du S. Y. Belgica en 1897, 1898, 1899. *Rapports scientifiques. Zoologie*.
- WISE, K. A. J. (1964). New records of Collembola and Acarina in Antarctica. *Pacific Insects Monograph* 6: 522-523.
- WISE, K. A. J. (1967). Collembola (Springtails). *Antarctic Research Series* 10: 123-148.
- WISE, K. A. J. (1970a). Collembola of South Georgia. *Pacific Insects Monograph* 23: 183-208.
- WISE, K. A. J. (1970b). Collembola of Heard Island. *Pacific Insects Monograph* 23: 209-215.
- WISE, K. A. J. (1971). The Collembola of Antarctica. *Pacific Insects Monograph* 25: 57-74.
- WISE, K. A. J., FEARON, C. E. & WILKES, O. R. (1964). Entomological investigations in Antarctica, 1962-63 season. *Pacific Insects* 6: 541-570.
- WITTEVEEN, J. & JOOSSE, E. N. G. (1988). The effects of inundation on marine littoral Collembola. *Holarctic Ecology* 11 (1): 1-7.
- WITTEVEEN, J., VERHOEF, H. A. & LETSCHERT, J. P. W. (1987). Osmotic and ionic regulation in marine littoral Collembola. *Journal of Insect Physiology* 33 (1): 59-66.
- WÓDKIEWICZ, M., GALERA, H., CHWEDORZEWSKA, K. J., GIELWANOWSKA, I. & OLECH, M. (2013). Diaspores of the introduced species *Poa annua* L. in soil samples from King George Island (South Shetlands, Antarctica). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 45 (3): 415-419.
- WORLAND, M. R. & BLOCK, W. (2003). Desiccation stress at sub-zero temperatures in polar terrestrial arthropods. *Journal of Insect Physiology* 49: 193-203.
- WORLAND, M. R. & CONVEY, P. (2001). Rapid cold hardening in Antarctic microarthropods. *Functional Ecology* 15: 515-524.
- YUE, Q. & TAMURA, H. (2001). Three species of Collembola from Antarctic. *Entomologia Sinica* 8: 1-7.

ZMUDEZYŃSKA, K., OLEJNICZAK, I., ZWOLICKI, A., ILISZKO, L., CONVEY, P. & STEMPNIIEWICZ, L. (2012). Influence of allochthonous nutrients delivered by colonial seabirds on soil collembolan communities on Spitsbergen. *Polar Biology* 35: 1233-1245.

ZMUDEZYŃSKA-SKARBEK, K., ZWOLICKI, A., CONVEY, P., BARCIKOWSKI, M. & STEMPNIIEWICZ, L. (2015). Is ornithogenic fertilization important for collembolan communities in Arctic terrestrial ecosystems?. *Polar Research* 34, 25629.

ANEXO 1. TABLAS

Tabla 1. Muestras obtenidas por campaña antártica incluidas en los estudios desarrollados en la presente tesis doctoral. Se muestra el número de muestras tomadas por microhábitat para una determinada zona, y el tipo de sistema empleado para extraerlas. Abreviaturas: C = Cobertura de musgos; H₅ = Humedad del suelo a 5 cm de profundidad; H₁₀ = Humedad del suelo a 10 cm de profundidad; P_{suelo} = Resistencia a la penetración del suelo; S = Análisis de suelo; T₃ = Temperatura del suelo a 3 cm de profundidad; T₅ = Temperatura del suelo a 5 cm de profundidad; T₁₀ = Temperatura del suelo a 10 cm de profundidad.

CAMPAÑA	LOCALIDAD	ZONA	NÚMERO DE MUESTRAS POR MICROHÁBITAT	SISTEMA DE MUESTREO	PARÁMETROS ANALIZADOS
2002	Isla Livingston	Arroyo Petreles	1	Recolección manual	
		Arroyo Frio	1	Recolección manual	
		Arroyo Bélgica	1	Recolección manual	
2003	Isla Livingston	Arroyo Bélgica	1	Recolección manual	
2007	Isla Livingston	Arroyo Bélgica	1	Recolección manual	
		Bahía Balleneros	9	Berlese-Tullgren	T ₁₀
2009	Isla Barrientos	Interior	18	Berlese-Tullgren	P _{suelo}
		Punta Collins	2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
2011	Isla Decepción	Lago Cráter	2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Playa Colatinas	3	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Bahía Teléfono	2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Cráter 70	2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Caleta Péndulo	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			3	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Bahía Balleneros	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			8	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			18	Berlese-Tullgren	C, P _{suelo} , S, T ₃ , T ₁₀
2012	Isla Greenwich	Base Pedro Vicente Maldonado	3	Berlese-Tullgren	
		Interior	6	Berlese-Tullgren	
	Isla Cuerville	Costera	1	Berlese-Tullgren	
	Punta Cierva	Costera	1	Berlese-Tullgren	
		Punta Hannah	1	Berlese-Tullgren	
	Isla Livingston	Punta Devils	1	Berlese-Tullgren	
		Campamento Byers	1	Berlese-Tullgren	
		Península de Byers	5	Berlese-Tullgren	

Tabla 1. (Continúa).

Tabla 1. Muestras obtenidas por campaña antártica incluidas en los estudios desarrollados en la presente tesis doctoral. Se muestra el número de muestras tomadas por microhábitat para una determinada zona, y el tipo de sistema empleado para extraerlas. Abreviaturas: C = Cobertura de musgos; H₅ = Humedad del suelo a 5 cm de profundidad; H₁₀ = Humedad del suelo a 10 cm de profundidad; P_{suelo} = Resistencia a la penetración del suelo; S = Análisis de suelo; T₃ = Temperatura del suelo a 3 cm de profundidad; T₅ = Temperatura del suelo a 5 cm de profundidad; T₁₀ = Temperatura del suelo a 10 cm de profundidad.

CAMPAÑA	LOCALIDAD	ZONA	NÚMERO DE MUESTRAS POR MICROHÁBITAT	SISTEMA DE MUESTREO	PARÁMETROS ANALIZADOS
2012	Isla Decepción	Collado Vapor	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Bahía Fumarolas	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Bahía Teléfono	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Playa Colatinas	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Caleta Péndulo	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Punta Macaroni	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Cabo Bailly	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Bahía Balleneros	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Punta Sudoeste	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Base Pedro Vicente Maldonado	1	Berlese-Tullgren	
2013	Isla Greenwich	Interior y costera	5	Berlese-Tullgren	
		Interior y costera	6	Berlese-Tullgren	P _{suelo} , S, T ₁₀
	Isla Barrientos	Interior y costera	30	Berlese-Tullgren	S
		Interior y costera	9	Berlese-Tullgren	
	Punta Cierva	Costera	6	Berlese-Tullgren	H ₅ , H ₁₀ , S, T ₅ , T ₁₀
		Cerro Caliente	11	Berlese-Tullgren	T ₁₀
2015	Isla Decepción	Cresta Stonethrow	8	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			9	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Bahía Fumarolas	2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			3	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Caleta Péndulo	2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			4	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			3	Berlese-Tullgren	T ₁₀

Tabla 1. (Continúa).

Tabla 1. Muestras obtenidas por campaña antártica incluidas en los estudios desarrollados en la presente tesis doctoral. Se muestra el número de muestras tomadas por microhábitat para una determinada zona, y el tipo de sistema empleado para extraerlas. Abreviaturas: C = Cobertura de musgos; H₅ = Humedad del suelo a 5 cm de profundidad; H₁₀ = Humedad del suelo a 10 cm de profundidad; P_{suelo} = Resistencia a la penetración del suelo; S = Análisis de suelo; T₃ = Temperatura del suelo a 3 cm de profundidad; T₅ = Temperatura del suelo a 5 cm de profundidad; T₁₀ = Temperatura del suelo a 10 cm de profundidad.

CAMPAÑA	LOCALIDAD	ZONA	NÚMERO DE MUESTRAS POR MICROHÁBITAT	SISTEMA DE MUESTREO	PARÁMETROS ANALIZADOS
2015	Isla Decepción	Monte Pond	10	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Perchuc Cone	11	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Lago Kroner	2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Bahía Balleneros	5	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			3	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			3	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Punta Collins	2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Playa Colatinas	3	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			2	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Lago Irizar	10	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			5	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Collado Vapor	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			3	Berlese-Tullgren	T ₁₀
		Bahía Teléfono	1	Berlese-Tullgren	T ₁₀
			8	Berlese-Tullgren	T ₁₀

Tabla 2. Abundancia absoluta de Colémbolos en cada una de las localidades muestreadas durante ocho campañas antárticas (2002, 2003, 2007, 2009, 2011, 2012, 2013 y 2015). Se representan en negrilla las especies exóticas

	ISLA BARRIENTOS	ISLA GREENWICH	ISLA LIVINGSTON	ISLA DECEPCIÓN	PUNTA CIERVA	ISLA CUERVILLE
<i>Ceratophysella succinea</i>	0	0	0	15	0	0
<i>Hypogastrura viatica</i>	57	0	0	20020	0	0
<i>Friesea bispinosa</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Friesea grisea</i>	66	0	16	135	386	4
<i>Friesea woyciechowskii</i>	2	1	0	5	0	0
<i>Deuteraphorura cebennaria</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Protaphorura finata</i>	0	0	0	2	0	0
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	1	0	0	2	0	0
<i>Tullbergia mixta</i>	103	2	3	402	0	0
<i>Archisotoma brucei</i>	25	0	18	1999	0	0
<i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i>	7875	18	821	7486	68	493
<i>Cryptopygus badasa</i>	261	10	7	537	740	0
<i>Folsomotoma octooculata</i>	709	12	6	297	52	0
<i>Folsomotoma punctata</i>	0	0	0	17	0	0
<i>Mucrosomia caeca</i>	0	0	0	196	0	0
<i>Proisotoma minuta</i>	0	0	0	158	0	0
TOTAL ABUNDANCIA ABSOLUTA	9100	43	871	31272	1246	497

Tabla 3. Especies nativas de Colémbolos en relación a las localidades de la Antártida. 1 = Presencia y 0 = Ausencia. EI = Tierra de Ellsworth; ME = Montañas de Ellsworth; MB = Tierra de Marie Byrd; MT = Montañas Transantárticas; VS = Tierra de Victoria del Sur; VN = Tierra de Victoria del Norte; A = Tierra de Adelaida; AE = Antártida Este; E = Tierra de Enderby; RM = Tierra de la Reina Maud; PAS = Península Antártica Sur; PAC = Península Antártica Central; PANO = Península Antártica Noroeste; PANE = Península Antártica Noreste; ShS = Islas Shetland del Sur; OS = Islas Orcadas del Sur; SaS = Islas Sandwich del Sur; BO = Isla Bouvet; GS = Islas de Georgia del Sur; PE = Isla Príncipe Eduardo; Mar = Isla Marion; C = Islas Crozet; K = Isla Kerguelen; H = Isla Heard; Maq = Isla Macquarie; BA = Islas Balleny.

Especies nativas	REGIÓN CONTINENTAL											REGIÓN MARÍTIMA							REGIÓN SUBANTÁRTICA							Número de localidades ocupadas	
	EI	ME	MB	MT	VS	VN	A	AE	E	RM	BA	PAS	PAC	PANO	PANE	Sns	OS	SaS	BO	GS	PE	Mar	C	K	H		Maq
<i>Bischoia sudpolaris</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Gomphiocephalus hodgsoni</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Setanodosa steineri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Friesea bispinosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	5
<i>Friesea grisea</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	9
<i>Friesea jeanneli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Friesea multispinosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Friesea nigroviolacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Friesea tilbrookii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	5
<i>Friesea topo</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Friesea travei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Friesea voisini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Friesea woyciechowskii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Austrodonatella cassagnai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Odontella setosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Dinaphorura kerguelensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Dinaphorura spinosissima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Tullbergia antardica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	3
<i>Tullbergia bisetosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	7
<i>Tullbergia crozetensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1

Tabla 3. (Continúa).

Tabla 3. Especies nativas de Colémbolos en relación a las localidades de la Antártida. 1 = Presencia y 0 = Ausencia. EI = Tierra de Ellsworth; ME = Montañas de Ellsworth; MB = Tierra de Marie Byrd; MT = Montañas Transantárticas; VS = Tierra de Victoria del Sur; VN = Tierra de Victoria del Norte; A = Tierra de Adelaida; AE = Antártida Este; E = Tierra de Enderby; RM = Tierra de la Reina Maud; PAS = Península Antártica Sur; PAC = Península Antártica Central; PANO = Península Antártica Noroeste; PANE = Península Antártica Noreste; ShS = Islas Shetland del Sur; OS = Islas Orcadas del Sur; SaS = Islas Sandwich del Sur; BO = Isla Bouvet; GS = Islas de Georgia del Sur; PE = Isla Príncipe Eduardo; Mar = Isla Marion; C = Islas Crozet; K = Isla Kerguelen; H = Isla Heard; Maq = Isla Macquarie; BA = Islas Balleny.

	REGIÓN CONTINENTAL											REGIÓN MARÍTIMA							REGIÓN SUBANTÁRTICA						Número de localidades ocupadas		
	EI	ME	MB	MT	VS	VN	A	AE	E	RM	BA	PAS	PAC	PANO	PANE	ShS	OS	SaS	BO	GS	PE	Mar	C	K		H	Maq
Especies nativas																											
<i>Tulbergia maxima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Tulbergia medianarctica</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Tulbergia mixta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Tulbergia templei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	3
<i>Antarctcinella monoculata</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Antarctophorus subpolaris</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Archisotoma brucei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	8
<i>Azoritoma macquariensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	14
<i>Cryptopygus antarcticus maximus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
<i>Cryptopygus antarcticus reagens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Cryptopygus antarcticus travei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Cryptopygus badasa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5
<i>Cryptopygus binoculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Cryptopygus cisanarcticus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Cryptopygus dubius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	3
<i>Cryptopygus lawrencei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
<i>Cryptopygus nivicolus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Cryptopygus sverdrupi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cryptopygus terranovus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3

Tabla 3. (Continúa).

Tabla 3. Especies nativas de Colémbolos en relación a las localidades de la Antártida. 1 = Presencia y 0 = Ausencia. EI = Tierra de Ellsworth; ME = Montañas de Ellsworth; MB = Tierra de Marie Byrd; MT = Montañas Transantárticas; VS = Tierra de Victoria del Sur; VN = Tierra de Victoria del Norte; A = Tierra de Adelaida; AE = Antártida Este; E = Tierra de Enderby; RM = Tierra de la Reina Maud; PAS = Península Antártica Sur; PAC = Península Antártica Central; PANO = Península Antártica Noroeste; PANE = Península Antártica Noreste; ShS = Islas Shetland del Sur; OS = Islas Orcadas del Sur; SaS = Islas Sandwich del Sur; BO = Isla Bouvet; GS = Islas de Georgia del Sur; PE = Isla Príncipe Eduardo; Mar = Isla Marion; C = Islas Crozet; K = Isla Kerguelen; H = Isla Heard; Maq = Isla Macquarie; BA = Islas Balleny.

	REGIÓN CONTINENTAL											REGIÓN MARÍTIMA							REGIÓN SUBANTÁRTICA							Número de localidades ocupadas	
	EI	ME	MB	MT	VS	VN	A	AE	E	RM	BA	PAS	PAC	PANO	PANE	ShS	OS	SaS	BO	GS	PE	Mar	C	K	H		Maq
Especies nativas																											
<i>Cryptopygus tricusplis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	6
<i>Folsomotoma kerguelensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Folsomotoma marionensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2
<i>Folsomotoma octoculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	8
<i>Folsomotoma punctata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	7
<i>Isotoma turbotti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Kaylathalia klovestadi</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Mucrosomia caeca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	9
<i>Parisotoma insularis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2
<i>Parisotoma travei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Pseudosorensia atlantica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	3
<i>Setocera georgiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Lepidobrya mawsoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Megalothorax minimus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2
<i>Katianna banzareii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Polykatianna davidi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Polykatianna gressitti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Sminthurinus granulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	5
<i>Sminthurinus jonesi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Sminthurinus tuberculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	4
Riqueza de especies nativas	0	0	0	5	10	8	0	1	1	5	1	0	2	7	5	12	5	8	3	13	7	12	16	21	12	24	

Tabla 4. Especies exóticas de Colémbolos en relación a las localidades de la Antártida. 1 = Presencia y 0 = Ausencia. EI = Tierra de Ellsworth; ME = Montañas de Ellsworth; MB = Tierra de Marie Byrd; MT = Montañas Transantárticas; VS = Tierra de Victoria del Sur; VN = Tierra de Victoria del Norte; A = Tierra de Adelaida; AE = Antártida Este; E = Tierra de Enderby; RM = Tierra de la Reina Maud; PAS = Península Antártica Sur; PAC = Península Antártica Central; PANO = Península Antártica Noroeste; PANE = Península Antártica Noreste; ShS = Islas Shetland del Sur; OS = Islas Orcadas del Sur; SaS = Islas Sandwich del Sur; BO = Isla Bouvet; GS = Islas de Georgia del Sur; PE = Isla Príncipe Eduardo; Mar = Isla Marion; C = Islas Crozet; K = Isla Kerguelen; H = Isla Heard; Maq = Isla Macquarie; BA = Islas Balleny.

Especies exóticas	REGIÓN CONTINENTAL											REGIÓN MARÍTIMA							REGIÓN SUBANTÁRTICA						Número de localidades ocupadas		
	EI	ME	MB	MT	VS	VN	A	AE	E	RM	BA	PAS	PAC	PANO	PANE	ShS	OS	SaS	BO	GS	PE	Mar	C	K		H	Maq
<i>Ceratophysella denticulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	6
<i>Ceratophysella gibbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Ceratophysella succinea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hypogastrura manubrialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Hypogastrura purpurescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	3
<i>Hypogastrura viatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	8
<i>Xenylla humicola</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Brachystomella platensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Deuteraphorura cebennaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Protaphorura fimata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Desoria tigrina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Folsomia candida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Isotomurus maculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	3

Tabla 4. (Continúa).

Tabla 4. Especies exóticas de Colémbolos en relación a las localidades de la Antártida. 1 = Presencia y 0 = Ausencia. EI = Tierra de Ellsworth; ME = Montañas de Ellsworth; MB = Tierra de Marie Byrd; MT = Montañas Transantárticas; VS = Tierra de Victoria del Sur; VN = Tierra de Victoria del Norte; A = Tierra de Adelaida; AE = Antártida Este; E = Tierra de Enderby; RM = Tierra de la Reina Maud; PAS = Península Antártica Sur; PAC = Península Antártica Central; PANO = Península Antártica Noroeste; PANE = Península Antártica Noreste; ShS = Islas Shetland del Sur; OS = Islas Orcadas del Sur; SaS = Islas Sandwich del Sur; BO = Isla Bouvet; GS = Islas de Georgia del Sur; PE = Isla Príncipe Eduardo; Mar = Isla Marion; C = Islas Crozet; K = Isla Kerguelen; H = Isla Heard; Maq = Isla Macquarie; BA = Islas Balleny.

	REGIÓN CONTINENTAL											REGIÓN MARÍTIMA							REGIÓN SUBANTÁRTICA							Número de localidades ocupadas	
	EI	ME	MB	MT	VS	VN	A	AE	E	RM	BA	PAS	PAC	PANO	PANE	ShS	OS	SaS	BO	GS	PE	Mar	C	K	H		Maq
Especies exóticas																											
<i>Parisotoma notabilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>Proisotoma minuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	3
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Lepidocyrtus pallidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lepidocyrtus violaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Seira domestica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Sminthurides malmgreni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Stenacidia violacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Sminthurinus elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Sminthurinus mime</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Sminthurinus quadrimaculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Bourletella hortensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	3
Riqueza de especies exóticas	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	8	0	0	0	0	6	1	5	6	5	0	16

Tabla 5. Abundancia (número de individuos registrados de cada especie), abundancia poblacional de Colémbolos (número total de individuos de Colémbolos registrados por muestra), riqueza de especies (número de especies registradas) y tipo de microhábitat para cada sitio muestreado en Isla Barrientos durante las campañas 2011, 2012 y 2013. *: Especies Exóticas. **: Media (error estándar).

Abundancia de especies registradas													
Muestra	Tipo de microhábitat										Abundancia poblacional Colémbolos	Riqueza	
13-12	Cojinete de musgos gruesos	Hypogastura viatica*	Friesia bispinosa	Friesia grissea	Friesia woyciechowskii	Mesaphorura macrochaeta*	Tullbergia mixta	Archisotoma brucei	Cryptopygus antarcticus antarcticus	Cryptopygus badasa	Folsomotoma octoculata	138	1
13-13	Cojinete de musgos gruesos	0	0	0	0	0	0	0	138	0	0	24	1
13-14	Cojinete de musgos gruesos	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	31	2
13-15	Cojinete de musgos gruesos	0	0	3	0	0	0	0	28	0	0	64	2
13-16	Cojinete de musgos gruesos	0	0	3	0	0	0	0	61	0	0	41	2
13-17	Cojinete de musgos gruesos	0	0	1	0	0	0	0	40	0	0	151	2
13-18	Cojinete de musgos gruesos	0	0	0	0	0	0	0	149	0	2	24	2
13-19	Cojinete de musgos gruesos	0	0	0	0	0	0	0	23	1	0	14	2
13-20	Almohadillas y praderas de musgos anchos	0	0	0	0	0	4	0	13	0	0	80	3
13-21	Cojinete de musgos gruesos	0	0	4	0	0	0	0	3	0	1	8	3
13-22	Almohadillas y praderas de musgos anchos	0	0	1	0	0	0	0	2	2	0	5	3
13-23	Almohadillas y praderas de musgos anchos	0	0	0	0	0	1	0	2	2	0	5	3
13-24	Cojinete de musgos gruesos	0	0	1	0	0	0	0	0	0	22	23	2
13-25	Cojinete de musgos gruesos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	13	1
13-26	Cojinete de musgos gruesos	0	0	0	0	0	1	0	48	0	1	50	3
13-27	Almohadillas y praderas de musgos anchos	0	0	1	0	0	27	0	3	16	0	47	4
13-28	Almohadillas y praderas de musgos anchos	0	0	3	0	0	0	0	1	0	20	24	3
13-29	Revolcadero de elefantes marinos del sur	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
13-30	Revolcadero de elefantes marinos del sur	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13-31	Sendero	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	3	3
13-32	Sendero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13-33	Sendero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13-34	Sendero	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	1
13-35	Sendero	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
13-36	Sendero	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
13-37	Sendero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13-38	Sendero	0	0	0	0	0	0	0	35	0	0	35	1
13-39	Sendero	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	12	1
Total 2013		0	1	34	0	0	69	1	2211	147	155	2618	1.9 (0.2)**

Tabla 6. Clasificación de los tipos de vegetación criptogámica y las comunidades empleadas en el censo de especies en Isla Barrientos (campanías 2011, 2012 y 2013).
Basado en SMITH (1996) y OCHYRA *et al.* (2008).

Tipo de formación	Descripción
Tapetes de algas	Grupo formado o completamente dominado por el alga verde foliosa <i>Prasiola crispa</i> , formando unos complejos tapetes. Se encuentra principalmente en suelos húmedos con hábitats bióticamente alterados.
Almohadillas y praderas de musgos anchos	Comunidades escasas y muy diversas, y ligeramente dispersas y elevadas, que crecen en suelos de grava sujetas a condiciones ambientales muy fluctuantes. Estos conjuntos están formados principalmente por cojinetes cortos, formas de crecimiento en césped y líquenes fruticulosos.
Alfombras y tapetes de Briófitos	Extensas alfombras formadas por <i>Sanionia georgicouncinata</i> , en pendientes donde fluye el agua, sola o con <i>Warnstorfia fortinallopsi</i> en suelos muy encharcados con un elevado contenido en agua.
Cojinete de musgos gruesos	Comunidad constituida principalmente por <i>Sanionia uncinata</i> con una forma variable y una composición florística que depende del contenido en agua del suelo. Forma unas grandes almohadillas de musgo y ocasionalmente profundas alfombras ondulantes en asociación con <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , alfombra monoespecífica o alfombra corta, y almohadillas mezcladas con <i>Polytrichastrum alpinum</i> , <i>Polytrichum piliferum</i> y <i>Ceratodon purpureus</i> .

Tabla 7. Variables edáficas y ambientales para los 30 puntos analizados en Isla Barrientos durante la campaña antártica 2013.

Muestra	pH	Conductividad eléctrica (mS/m)	Total Fósforo (ppm)	Total Nitrógeno (%)	Total Carbonatos (mg CO ₃ · g ⁻¹)	Total Carbono Orgánico (%)	Materia Orgánica (%)	Humedad del suelo (%)	Altitud (m)	Pendiente (°)
13-01	6,2	2,57	281,975	0,174	0,027	1,20	2,064	0,057	6	< 5
13-02	6,63	3,06	199,033	0,257	0,033	1,52	2,614	0,047	8	< 5
13-03	7,85	34,20	358,300	0,521	0,036	2,46	4,231	0,096	13	> 30
13-04	5,69	2,56	548,467	0,356	0,030	2,56	4,403	0,074	11	> 30
13-05	5,96	5,28	1026,000	0,368	0,030	2,19	3,767	0,097	2	< 5
13-06	6,25	4,01	514,333	0,438	0,012	2,40	4,128	0,073	2	< 5
13-07	6,09	4,44	738,367	0,300	0,024	2,59	4,455	0,055	20	5-30
13-08	6,4	2,36	456,542	0,165	0,036	1,77	3,044	0,039	22	5-30
13-09						3,05	5,246	0,066	22	5-30
13-10	6,6	2,98	135,375	0,118	0,039	1,13	1,944	0,047	23	5-30
13-11	5,38	13,16	1475,317	0,438	0,033	2,78	4,782	0,044	7	< 5
13-12						1,32	2,270	0,042	10	< 5
13-13	6,59	2,83	55,550	0,158	0,024	1,27	2,184	0,010	2	< 5
13-14	6,62	3,40	47,367	0,071	0,042	1,80	3,096	0,010	9	< 5
13-15	6,69	2,55	24,075	0,089	0,024	0,94	1,617	0,173	5	< 5
13-16	6,51	2,41	136,117	0,138	0,039	2,79	4,799	0,035	12	> 30
13-17	6,55	2,97	314,683	0,146	0,024	0,92	1,582	0,064	15	> 30
13-18	6,95	1,17	42,475	0,056	0,033	1,27	2,184	0,019	19	5-30
13-19	6,41	2,13	164,892	0,428	0,036	4,23	7,276	0,017	23	< 5
13-20						0,80	1,376	0,010	31	5-30
13-21	6,51	2,53	164,267	0,208	0,048	3,92	6,742	0,010	31	5-30
13-22	6,46	2,58	50,617	0,274	0,051	2,46	4,231	0,010	41	5-30
13-23	7	2,84	132,450	0,084	0,051	1,58	2,718	0,046	39	5-30
13-24	5,23	4,97	1350,750	0,426	0,024	1,28	2,202	0,075	31	5-30
13-25	5,37	3,85	804,783	0,297	0,024	0,16	0,275	0,071	32	5-30
13-26	6,35	3,68	25,642	0,100	0,051	3,14	5,401	0,053	6	5-30
13-27	6,32	5,67	571,575	0,365	0,054	3,97	6,828	0,036	9	5-30
13-28	6,25	3,08	804,017	0,219	0,021	4,70	8,084	0,035	8	5-30
13-29	6,82	29,10	94,525	0,137	0,033	2,25	3,870	0,071	8	< 5
13-30	7,13	8,64	102,042	0,072	0,018	0,25	0,430	0,040	9	< 5

Tabla 8. Variables microbiológicas y bioquímicas del suelo para los 30 puntos analizados en Isla Barrientos durante la campaña antártica 2013.

Muestra	Actividad de la β -glucosidasa ($\mu\text{mol (PNP)} \cdot \text{g}^{-1} \text{ suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Actividad de la Ureasa ($\mu\text{mol (N-NH}_4^+) \cdot \text{g}^{-1} \text{ suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Actividad de la Deshidrogenasa ($\mu\text{mol (INTF)} \cdot \text{g}^{-1} \text{ suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Actividad de la Fosfatasa ($\mu\text{mol (PNP)} \cdot \text{g}^{-1} \text{ suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Respiración basal del suelo ($\text{mg CO}_2 \cdot \text{Kg}^{-1}$)	Carbono de la Biomasa Microbiana ($\mu\text{g C} \cdot \text{g}^{-1}$)
13-01	0,182	24,136	0,005	9,520	9,520	71,530
13-02	3,103	4,639	0,005	22,441	22,441	573,262
13-03	2,483	6,278	0,000	25,698	25,698	440,323
13-04	5,091	5,306	0,003	33,037	33,037	853,383
13-05	8,611	2,301	0,000	55,544	55,544	1317,952
13-06	3,126	0,000	0,000	22,399	22,399	429,404
13-07	5,444	16,742	0,003	26,625	26,625	798,215
13-08	5,607	12,641	0,000	20,965	20,965	281,587
13-09	6,191	22,945	0,000	47,472	47,472	469,375
13-10	1,710	9,031	0,003	29,873	29,873	567,674
13-11	10,835	0,000	0,001	17,811	17,811	357,809
13-12	2,144	0,000	0,002	32,068	32,068	1096,589
13-13	3,944	4,311	0,000	19,540	19,540	964,669
13-14	1,901	56,161	0,001	2,573	2,573	757,388
13-15	2,247	0,000	0,002	20,985	20,985	215,166
13-16	13,927	54,270	0,007	21,188	21,188	496,318
13-17	3,389	24,249	0,000	28,975	28,975	327,955
13-18	0,660	18,937	0,000	29,010	29,010	614,838
13-19	0,413	0,000	0,004	35,023	35,023	1083,016
13-20	0,844	3,285	0,000	28,488	28,488	663,659
13-21	5,145	4,042	0,000	7,753	7,753	345,452
13-22	4,429	5,036	0,005	23,388	23,388	107,159
13-23	3,805	17,067	0,000	18,243	18,243	948,532
13-24	3,842	0,000	0,007	0,000	15,140	627,193
13-25	11,135	0,032	0,000	35,499	35,499	1828,217
13-26	2,269	5,849	0,004	18,774	18,774	683,777
13-27	6,780	8,607	0,007	11,080	11,080	699,915
13-28	2,649	3,645	0,000	14,218	14,218	503,147
13-29	2,871	6,547	0,000	20,834	20,834	904,777
13-30	1,398	0,000	0,000	4,292	4,292	1623,840

Tabla 9. Abundancia absoluta de *H. viatica* y variables edáficas y ambientales para el experimento de preferencia de hábitat en Bahía Balleneros durante la campaña antártica 2011. Los datos de resistencia a la penetración del suelo corresponden a la media y mediana de cinco réplicas tomadas en el campo.

Muestra	Abundancia absoluta <i>H. viatica</i>	Temperatura -3 cm (°C)	Temperatura -10 cm (°C)	Resistencia a la penetración (Kg/cm ²) - Media	Resistencia a la penetración (Kg/cm ²) - Mediana	Cobertura de Briófitos	Total Carbonatos (mg CO ₃ · g ⁻¹)	Total Nitratos (%)	Total Fósforo (ppm)	Materia Orgánica (%)	Humedad (%)
DV-1	3	5,3	3,8	1,96	2	70	0,03000	0,03866	12,50166667	1,376	15,3630672 ₉
DV-2	124	6,8	4,3	0,62	0,7	20	0,03600	0,03306	4,653333333	0,9288	15,1482412 ₁
DV-3	23	6,2	4,2	0,94	0,9	65	0,03000	0,03586	4,571666667	2,1156	14,4683229 ₈
DV-4	0	8,3	4,7	1,02	1	100	0,03000	0,04258	2,89	1,3416	15,7088772 ₈
DV-5	10	6,7	4,6	1,26	1,2	45	0,01500	0,05043	7,283333333	1,0148	15,0354729 ₇
DV-6	136	6	4,5	1,12	1,1	70	0,01200	0,05099	6,181666667	0,2236	16,2934631 ₄
DV-7	8	5,9	4,4	0,82	0,8	45	0,01200	0,05547	10,41166667	1,5824	15,9742268
DV-8	0	5,9	4,2	0,94	0,9	60	0,01200	0,03586	6,891666667	3,87	17,0938673 ₃
DV-9	30	5,5	4	1,2	1,2	70	0,01200	0,03418	13,26	0,946	17,7734177 ₂
DS-1	105	6	2,8	0,68	0,7	0	0,01800	0,04314	4,741666667	0,2408	18,37
DS-2	116	5,6	3,3	0,66	0,6	0	0,04200	0,03922	11,86333333	1,7888	16,71
DS-3	762	4,9	3	0,68	0,7	0	0,03900	0,04762	7,143333333	1,29	17,68
DS-4	32	5,1	4,1	0,58	0,6	0	0,03000	0,04930	12,425	3,9216	16,75
DS-5	4	5,3	3,4	0,86	0,9	0	0,03900	0,03138	11,14416667	1,2556	16,93
DS-6	2106	5,1	4	0,98	0,9	0	0,03900	0,03278	9,765	1,3244	16,56
DS-7	484	5,9	3,1	0,92	0,9	0	0,03000	0,03306	9,66	2,236	18,29
DS-8	109	5,2	3,1	1,04	1,1	0	0,03000	0,03194	7,41	0,9976	16,91
DS-9	55	4,7	3,2	0,94	0,9	0	0,03300	0,01345	6,416666667	2,666	18,82

Tabla 10. Densidad de Colémbolos registrada en las 16 localidades muestreadas en la Isla Decepción con presencia de Colémbolos durante las campañas 2009, 2011, 2012 y 2015. Se aporta el número de localidades ocupadas por cada especie. *: C = Común (≥ 7 localidades); Int = Intermedia (3 a 6 localidades); R = Rara (1 a 2 localidades). Se señalan en negrilla las especies exóticas y en blanco las Zonas Antárticas Especialmente Protegidas. *: Nuevo registro para la Antártida. **: Nuevo registro para la Isla Decepción.

	Cabo Baily	Cerro Caliente	Playa Colatinas	Punta Collins	Lago Cráter	Bahía Fumarolas	Lago Irizar	Lago Kroner	Monte Pond	Caleta Péndulo	Perchuc Cone	Punta Sudeste	Cresta Stonethrow	Bahía Teléfono	Collado Vapor	Bahía Balleneros	Nº localidades ocupadas por la especie*
<i>Ceratophysella succinea*</i>	0	0	0	0	0	0	0	546	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hypogastrura viatica</i>	218	169	33	1179	0	0	0	269879	0	646	10	0	0	8995	0	24548	9
<i>Friesea grisea</i>	0	0	0	1048	0	0	0	0	0	0	0	437	0	0	0	22	3
<i>Friesea woyciechowskii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	12	2
<i>Deuteraphorura cebennaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	1
<i>Protaphorura fimata</i>	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	131	1
<i>Tullbergia mixta</i>	0	0	0	928	1146	51	76	0	0	0	0	942	14	0	234	614	8
<i>Archisotoma brucei</i>	0	10	18721	218	0	502	0	146	0	9	0	0	0	1550	0	368	8
<i>Cryptopygus antarcticus antarcticus</i>	218	695	11	338	0	0	0	73	75964	55	20	0	1446	153	1700	212	11
<i>Cryptopygus badasa</i>	0	50	0	546	109	160	1081	0	131	9	0	246	368	0	62	1294	11
<i>Folsomotoma octoculata</i>	2292	10	0	1932	327	80	65	0	120	0	50	164	27	0	62	128	12
<i>Folsomotoma punctata**</i>	0	0	0	44	0	22	0	0	98	0	0	0	14	0	0	0	4
<i>Mucrosomia caeca</i>	0	69	0	0	0	15	0	0	0	1028	0	0	14	44	16	0	6
<i>Proisotoma minuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1485	18	198	0	0	0	0	0	3

Tabla 11. Variables físico-químicas del suelo analizadas en los senderos superior e inferior de Isla Barrientos durante la campaña antártica 2012. N = 3 para la Humedad del suelo. Las diferencias significativas para cada variable se muestran en negrilla (p-valor < 0,05).

Área	Sendero	pH	Conductividad eléctrica (mS/m)	Total Fósforo (ppm)	Total Nitrógeno (%)	Total Carbonatos (mg CO ₃ · g ⁻¹)	Total Carbono Orgánico (%)	Relación C:N	Materia Orgánica (%)	Humedad del suelo (%)
Centro del sendero (0 m)	Inferior	6,22	26,50	156,03	0,273	0,039	1,40	5,13	2,41	29,50 ± 10,46
	Superior	5,56	24,50	118,27	0,124	0,042	0,64	5,16	1,10	13,54 ± 0,79
	p-valor	0,317	0,317	0,317	0,317	0,317	0,317	0,317	0,317	0,05

Área	Sendero	pH	Conductividad eléctrica (mS/m)	Total Fósforo (ppm)	Total Nitrógeno (%)	Total Carbonatos (mg CO ₃ · g ⁻¹)	Total Carbono Orgánico (%)	Relación C:N	Materia Orgánica (%)	Humedad del suelo (%)
Alrededores del sendero (3 m)	Inferior	6,43	19,50	102,78	0,226	0,036	2,47	10,93	4,25	36,49 ± 17,54
	Superior	6,16	20,60	80,08	0,123	0,057	0,62	5,04	1,07	12,93 ± 1,10
	p-valor	0,317	0,317	0,317	0,317	0,317	0,317	0,317	0,317	0,05

Área	Sendero	pH	Conductividad eléctrica	Total Fósforo	Total Nitrógeno	Total Carbonatos	Total Carbono Orgánico	Relación C:N	Materia Orgánica	Humedad del suelo
p-valor 0 m versus 3 m	Inferior	0,18	0,18	0,18	0,655	0,655	0,655	0,18	0,18	0,028
	Superior	0,18	0,18	0,18	0,655	0,655	0,655	0,18	0,655	0,028

Tabla 12. Variables microbiológicas y bioquímicas del suelo analizadas en los senderos superior e inferior de Isla Barrientos durante la campaña antártica 2012. N= 6 para todas las variables, excepto para el carbono de la biomasa microbiana (N = 3). Las diferencias significativas para cada variable se muestran en negrilla (p-valor < 0,05).

Área	Sendero	Actividad de la β -glucosidasa ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Actividad de la Ureasa ($\mu\text{mol} (\text{N-NH}_4^+) \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Actividad de la Deshidrogenasa ($\mu\text{mol} (\text{INTF}) \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Actividad de la Fosfatasa ($\mu\text{mol} (\text{PNP}) \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Respiración basal del suelo ($\text{mg CO}_2 \cdot \text{Kg}^{-1}$)	Carbono de la Biomasa Microbiana ($\mu\text{g C} \cdot \text{g}^{-1}$)
Centro del sendero (0 m)	Inferior	82,59 \pm 4,89	123,85 \pm 20,33	0,026 \pm 0,009	49,95 \pm 9,22	48,62 \pm 15,18	272,98 \pm 79,47
	Superior	28,92 \pm 5,58	44,47 \pm 5,18	0,007 \pm 0,001	9,01 \pm 0,86	8,15 \pm 1,57	318,35 \pm 12,01
p-valor		0,04	0,06	0,335	0,016	0,01	0,513
Área	Sendero	Actividad de la β -glucosidasa ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Actividad de la Ureasa ($\mu\text{mol} (\text{N-NH}_4^+) \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Actividad de la Deshidrogenasa ($\mu\text{mol} (\text{INTF}) \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Actividad de la Fosfatasa ($\mu\text{mol} (\text{PNP}) \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{suelo} \cdot \text{hora}^{-1}$)	Respiración basal del suelo ($\text{mg CO}_2 \cdot \text{Kg}^{-1}$)	Carbono de la Biomasa Microbiana ($\mu\text{g C} \cdot \text{g}^{-1}$)
Alrededores del sendero (3 m)	Inferior	162,70 \pm 54,66	175,53 \pm 58,74	0,026 \pm 0,007	66,84 \pm 16,49	37,85 \pm 10,71	1,560,08 \pm 210,38
	Superior	19,96 \pm 3,24	40,30 \pm 9,66	0,007 \pm 0,002	16,28 \pm 4,01	8,60 \pm 2,11	281,53 \pm 124,11
p-valor		0,04	0,078	0,078	0,04	0,037	0,05
Área	Sendero	Actividad de la β -glucosidasa	Actividad de la Ureasa	Actividad de la Deshidrogenasa	Actividad de la Fosfatasa	Respiración basal del suelo	Carbono de la Biomasa Microbiana
p-valor 0 m versus 3 m	Inferior	0,02	0,02	0,158	0,02	0,02	0,03
p-valor 0 m versus 3 m	Superior	0,02	0,02	0,158	0,02	0,02	0,03

Tabla 13. Clasificación de los tipos y comunidades de vegetación criptogámica empleada en los senderos superior e inferior analizados en la Isla Barrientos durante la campaña antártica 2012.

Tipo de formación	Comunidad	Referencias	Descripción
Tapetes de algas	Asociación de <i>Prasiola crispa</i>	SMITH (1996)	Grupo formado o completamente dominado por el alga verde foliosa <i>Prasiola crispa</i> , formando unos complejos tapetes. Se encuentra principalmente en suelos húmedos con hábitats bióticamente alterados.
Alfombras y tapetes de Bríofitos	Asociación de <i>Sanionia-Warnstorfia</i>	OCHYRA et al. (2008)/ PERTIERRA et al. (2013b)	Extensas alfombras formadas por <i>Warnstorfia sarmentosa</i> y/o <i>W. fontinaliopsis</i> , y una proporción variable de <i>Sanionia georgicouncinata</i> , cubriendo suelos bastante encharcados.
	Asociación de <i>Sanionia georgicouncinata</i>	Nueva asociación propuesta	Alfombras de musgos de <i>S. georgicouncinata</i> desarrolladas en pendientes con flujo de agua. Los suelos tienen un bajo contenido hídrico, y en consonancia hay ausencia de musgos más higrofilos del género <i>Warnstorfia</i> .
Cojinete de musgos gruesos	Asociación de <i>Bryum pseudotriquetrum-Sanionia uncinata</i>	SMITH (1996)/OCHYRA et al. (2008)/ CARVALHO et al. (2009)	Comunidad constituida principalmente por <i>Sanionia uncinata</i> con una proporción variable de <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , formando almohadillas de musgos altos y ocasionalmente profundas alfombras ondulantes. Se desarrolla principalmente en áreas de drenaje.
	Asociación de <i>Sanionia uncinata-Polytrichastrum alpinum</i>	CARVALHO et al. (2009)/ PERTIERRA et al. (2013b)	Conjunto formado por un gran número de almohadillas de <i>S. uncinata</i> , distribuidas en parches irregulares con alfombras de <i>Polytrichastrum alpinum</i> , que pueden ser abundantes. De forma ocasional se pueden encontrar <i>Polytrichum piliferum</i> y <i>Ceratodon purpureus</i> . Se encuentra en suelos bien drenados en áreas de escorrentía que no estén permanentemente mojadas.

Tabla 14. Datos de fauna del suelo (Colémbolos) obtenidos en los senderos superior e inferior analizados en la Isla Barrientos durante la campaña antártica 2012.

Sendero	Sendero inferior	Sendero superior
Colémbolos	2,186	98
Media \pm ESM	728,7 \pm 276,3	32,7 \pm 10,1
Riqueza total	4	3
Índice de Shannon (H')	0,479	0,441
H'max	2,000	1,585
Uniformidad (J)	0,240	0,278
Especies y Abundancia relativa	C. a. antarcticus (99,73%) F. grisea (0,18 %) F. octooculata (0,05 %) H. viatica (0,05 %)	C. a. antarcticus (73,47%) A. brucei (24,49 %) F. octooculata (2,04 %)

Sendero	Sendero inferior			Sendero superior		
Sitio de muestreo	A	B	C	A	B	C
Comunidades vegetales	Asociación Bryum pseudotriquetrum-Sanionia uncinata	Asociación Sanionia-Warstorfia	Asociación Sanionia uncinata-Polytrichastrum alpinum	Asociación Sanionia georgicuncinata	Asociación Sanionia georgicuncinata	Asociación Sanionia uncinata-Polytrichastrum alpinum
Colémbolos	1280	486	420	31	16	51
Riqueza	2	3	2	3	1	2
Especies y Abundancia	C. a. antarcticus (1279) H. viatica (1)	C. a. antarcticus (484) F. grisea (1) F. octooculata (1)	C. a. antarcticus (417) F. grisea (3)	C. a. antarcticus (6) A. brucei (24) F. octooculata (1)	C. a. antarcticus (16)	C. a. antarcticus (50) F. octooculata (1)

Tabla 15. Variables edáficas y ambientales analizadas para el experimento de erradicación de *P. pratensis* en Punta Cierva durante el 2015 en las tres zonas de estudio (borde costero, parcela original y borde interior). En cada una de las tres zonas muestreadas se tomaron 15 réplicas.

ID	TEMPERATURA (° C)			HUMEDAD (%)		PROFUNDIDAD SUELO (cm)	ALTURA MÁXIMA PLANTA (cm)
	5 cm	10 cm	15 cm	10 cm	15 cm		
1	2,6	2,4	-	0,0	-	8	-
2	3,2	2,7	9,2	7,5	9,2	18	5,0
3	2,4	2,5	7,8	0,0	7,8	26	5,0
4	2,9	2,5	7,3	0,4	7,3	28	7,0
5	2,7	2,1	7,4	0,0	7,4	>35	7,0
6	3,7	3,3	-	5,6	-	10	7,0
7	3,4	3,7	8,1	4,0	8,1	24	6,0
8	3,7	-	10,0	7,3	10,0	25	5,0
9	3,8	3,5	9,3	1,9	9,3	28	8,0
10	3,6	2,7	8,6	2,5	8,6	11	8,0
11	3,6	3,3	8,5	3,9	8,5	21	-
12	3,3	3,8	7,9	7,3	7,9	13	5,0
13	3,8	3,5	9,1	7,8	9,1	16	-
14	3,9	3,8	9,0	5,1	9,0	22	6,0
15	4,1	3,4	8,8	1,5	8,8	22	8,0
16	3,7	4,1	7,2	6,0	7,2	19	5,0
17	4,3	3,6	-	2,2	-	10	4,0
18	4,0	3,9	7,4	4,2	7,4	23	6,5
19	4,6	4,2	7,8	3,8	7,8	19	6,0
20	3,7	2,5	7,4	3,8	7,4	20	9,0
21	5,0	4,5	7,5	3,6	7,5	20	6,0
22	5,1	4,6	3,8	0,0	3,8	16	5,0

Tabla 15. (Continúa).

Tabla 15. Variables edáficas y ambientales analizadas para el experimento de erradicación de *P. pratensis* en Punta Cierva durante el 2015 en las tres zonas de estudio (borde costero, parcela original y borde interior). En cada una de las tres zonas muestreadas se tomaron 15 réplicas.

	ID	TEMPERATURA (° C)			HUMEDAD (%)			PROFUNDIDAD SUELO (cm)	ALTURA MÁXIMA PLANTA (cm)
		5 cm	10 cm	15 cm	10 cm	15 cm	15 cm		
PARCELA ORIGINAL	23	5,2	4,3		6,3	8,6		20	6,5
	24	4,8	4,3		7,1	11,1		18	7,0
	25	5,1	3,3		7,6	5,5		20	7,5
	26	5,1	4,1		7,3	3,1		20	7,0
	27	4,5	4,8		0,7	7,2		13	5,0
	28	4,4	4,5		8,0	9,0		17	5,0
	29	5,2	4,5		6,1	8,7		14	9,0
	30	4,0	3,6		8,2	8,7		15	6,5
	31	-	-		-	-		-	Roca
	32	7,5	-		2,6	9,2		16,0	
BORDE INTERIOR	33	7,2	4,5		0,0	9,2		17,0	
	34	4,3	3,7		0,0	9,5		16,0	
	35	1,5	4,5		0,0	8,6		11,0	
	36	-	-		-	-		-	Roca
	37	5,5	4,6		2,7	8,8		18,0	
	38	5,8	4,8		9,0	9,9		18,0	
	39	6,2	4,8		8,6	9,3		14,0	
	40	5,4	5,7		0,0	7,7		12,0	
	41	5,6	5,1		8,2	9,3		12,0	6,0
	42	5,7	5,3		7,6	8,6		16,0	7,0
	43	6,2	5,2		7,3	8,9		21,0	6,0
	44	6,4	5,5		2,8	9,3		16,0	7,5
	45	5,9	4,6		7,9	-		9,0	-

ANEXO 2. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS EMPLEADAS PARA ELABORAR LA BASE DE DATOS

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2009). Management Plan for Antarctic Specially Protected Area No. 142 Svarthamaren. Measure 8, Annex, *XXXII Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Baltimore. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 20/12/2016).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2010). Management Plan For Antarctic Specially Protected Area No. 105 Beaufort Island, McMurdo Sound, Ross Sea. *XXXIII Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Punta del Este. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 20/12/2016).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2012). Management Plan for Antarctic Specially Protected Area No. 110 Lynch Island, South Orkney Islands. *Measure 2, XXXV Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Hobart, Australia. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 20/12/2016).

ANTARCTIC TREATY CONSULTATIVE MEETING. (2013). Management Plan for Antarctic Specially Protected Area No. 154 Botany Bay, Cape Geology, Victoria Land. *XXXVI Antarctic Treaty Consultative Meeting*. Brussels. En: http://www.ats.aq/devAS/ats_meetings_doc_database.aspx?lang=e&menu=2 (consultado el 20/12/2016).

BEET, C., HOGG, I., COLLINS, G., COWAN, D., ADAMS, B. & WALL, D. (2015). Assessing the distribution and genetic diversity of Antarctic springtails (Collembola). Conference paper. *Genome* 58 (5): 193-194.

BEET, C. R., HOGG, I. D., COLLINS, G. E., COWAN, D. A., WALL, D. H. & ADAMS, B. J. (2016). Genetic diversity among populations of Antarctic springtails (Collembola) within the Mackay Glacier ecotone 1. *Genome* 59: 762-770.

BENNETT, K. R., HOGG, I. D., ADAMS, B. J. & HEBERT, P. D. (2016). High levels of intraspecific genetic divergences revealed for Antarctic springtails: evidence for small-scale isolation during Pleistocene glaciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 119: 166-178.

BENOIT, J. B., ELNITSKY, M. A., SCHULTE, G. G., LEE, R. E. & DENLINGER, D. L. (2009). Antarctic Collembolans Use Chemical Signals to Promote Aggregation and Egg Laying. *Journal of Insect Behavior* 22: 121-133.

- BLOCK, W. (1979). Oxygen consumption of the Antarctic springtail *Parisotoma octooculata* (Willem) (Isotomidae). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 16 (2): 227-233.
- BLOCK, W. (1982). Supercooling points of insects and mites on the Antarctic Peninsula. *Ecological Entomology* 7 (1): 1-8.
- BLOCK, W. (1983). Heterogeneous ice nucleation in supercooled microarthropods. *Cryo-Letters* 4 (3): 155-162.
- BLOCK, W. (1985). Ecological and physiological studies of terrestrial arthropods in the Ross Dependency 1984-85. *British Antarctic Survey Bulletin* 68: 115-122.
- BLOCK, W. & CONVEY, P. (2001). Seasonal and long-term variation in body-water content of an Antarctic springtail - a response to climate change?. *Polar Biology* 24 (10): 764-770.
- BLOCK, W. & HARRISSON, P. M. (1995). Collembolan water relations and environmental change in the maritime Antarctic. *Global Change Biology* 1 (5): 347-359.
- BLOCK, W. & TILBROOK, P. J. (1977). Effects of long-term storage on the oxygen uptake of *Cryptopygus antarcticus* (Collembola). *Oikos* 29: 284-289.
- BLOCK, W. & TILBROOK, P. J. (1978). Oxygen uptake by *Cryptopygus antarcticus* (Collembola) at South Georgia. *Oikos* 30: 61-67.
- BLOCK, W., HARRISSON, P. M. & VANNIER, G. (1990). A comparative study of patterns of water loss from two Antarctic springtails (Insecta, Collembola). *Journal of Insect Physiology* 36 (3): 181-187.
- BOKHORST, S. & CONVEY, P. (2016). Impact of marine vertebrates on Antarctic terrestrial microarthropods. *Antarctic Science* 28 (03): 175-186.
- BOKHORST, S., CONVEY, P., HUISKES, A. & AERTS, R. (2016). *Usnea antarctica*, an important Antarctic lichen, is vulnerable to aspects of regional environmental change. *Polar Biology* 39 (3): 511-521.
- BOKHORST, S., HUISKES, A., CONVEY, P., VAN BODEGOM, P. M. & AERTS, R. (2008). Climate change effects on soil arthropod communities from the Falkland Islands and the Maritime Antarctic. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 1547-1556.
- BOKHORST, S., RONFORT, C., HUISKES, A., CONVEY, P. & AERTS, R. (2007). Food choice of Antarctic soil arthropods clarified by stable isotope signatures. *Polar Biology* 30: 983-990.
- BOOTH, R. G. & USHER, M. B. (1984). Arthropod communities in a maritime Antarctic moss-turf habitat: effects of the physical and chemical environment. *Journal of Animal Ecology* 53 (3): 879-893.
- BOUVIER, E. L. (1908). *Expédition antarctique française (1903-1905) commandée par le Dr Jean Charcot*. Arthropodes, Pycnogonides vol. 8. Masson.

- BRIDGE, P. D., CLARK, M. S. & PEARCE, D. A. (2005). A new species of *Paecilomyces* isolated from the Antarctic springtail *Cryptopygus antarcticus*. *Mycotaxon* 92 (1): 213-222.
- BURN, A. J. (1984). Life cycle strategies in two Antarctic Collembola. *Oecologia* 64: 223-229.
- CARAPPELLI, A., COMANDI, S., CONVEY, P., NARDI, F. & FRATI, F. (2008). The complete mitochondrial genome of the Antarctic springtail *Cryptopygus antarcticus* (Hexapoda: Collembola). *BMC Genomics* 9:315.
- CARPENTER, G. H. (1907). Scottish National Antarctic Expedition."Scotia" Collections. Collembola from the South Orkney Islands. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 26: 473-483.
- CARUSO, T. & BARGAGLI, R. (2007). Assessing abundance and diversity patterns of soil microarthropod assemblages in northern Victoria Land (Antarctica). *Polar Biology* 30: 895-902.
- CARUSO, T., BORGHINI, F., BUCCI, C., COLACEVICH, A. & BARGAGLI, R. (2007). Modelling local-scale determinants and the probability of microarthropod species occurrence in Antarctic soils. *Soil Biology and Biochemistry* 39 (11): 2949-2956.
- CARUSO, T., GARLASCHELLI, D., BARGAGLI, R. & CONVEY, P. (2010a). Testing metabolic scaling theory using intraspecific allometries in Antarctic microarthropods. *Oikos* 119 (6): 935-945.
- CARUSO, T., HOGG, I. D. & BARGAGLI, R. (2010b). Identifying appropriate sampling and modelling approaches for analysing distributional patterns of Antarctic terrestrial arthropods along the Victoria Land latitudinal gradient. *Antarctic Science* 22 (06): 742-748.
- CARUSO, T., HOGG, I. D., CARAPPELLI, A., FRATI, F. & BARGAGLI, R. (2009). Large-scale spatial patterns in the distribution of Collembola (Hexapoda) species in Antarctic terrestrial ecosystems. *Journal of Biogeography* 36 (5): 879-886.
- CARUSO, T., TROKHYMETS, V., BARGAGLI, R. & CONVEY, P. (2013). Biotic interactions as a structuring force in soil communities: evidence from the micro-arthropods of an Antarctic moss model system. *Oecologia* 172 (2): 495-503.
- CHOWN, S. L. & CONVEY, P. (2007). Spatial and temporal variability across life's hierarchies in the terrestrial Antarctic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 362: 2307-2331.
- COLLINS, G. & HOGG, I. (2015). Temperature-related activity of *Gomphiocephalus hodgsoni* (Collembola) COI haplotypes in Taylor Valley, Antarctica: implications in a changing climate. *Genome* 58 (5): 206-206

- COLLINS, G. E. & HOGG, I. D. (2016). Temperature-related activity of *Gomphiocephalus hodgsoni* (Collembola) mitochondrial DNA (COI) haplotypes in Taylor Valley, Antarctica. *Polar Biology* 39 (2): 379-389.
- CONVEY, P. (1992). Seasonal lipid contents of Antarctic microarthropods. *Experimental & Applied Acarology* 15 (4): 219-231.
- CONVEY, P. & QUINTANA, R. D. (1997). The terrestrial arthropod fauna of Cierva Point SSSI, Danco Coast, northern Antarctic Peninsula. *European Journal of Soil Biology* 33 (1): 19-29.
- CONVEY, P. & SMITH, R. I. L. (1997). The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. *Antarctic Science* 9 (01): 12-26.
- CONVEY, P. & WORLAND, M. R. (1999). Refining the risk of freezing mortality for antarctic terrestrial microarthropods. *Cryo-Letters* 21 (6): 333-338.
- CONVEY, P. & WORLAND, M. R. (2000). Refining the risk of freezing mortality for Antarctic terrestrial microarthropod. *CryoLetters* 21: 333-338.
- CONVEY, P., BLOCK, W. & PEAT, H. J. (2003). Soil arthropods as indicators of water stress in Antarctic terrestrial habitats? *Global Change Biology* 9: 1718-1730.
- CONVEY, P., GREENSLADE, P., ARNOLD, R. J. & BLOCK, W. (1999). Collembola of sub-Antarctic South Georgia. *Polar Biology* 22: 1-6.
- CONVEY, P., GREENSLADE, P. & PUGH, P. J. A. (2000). The terrestrial micro-arthropod fauna of the South Sandwich Islands. *Journal of Natural History* 34: 597-609.
- CONVEY, P., GREENSLADE, P., RICHARD, K. J. & BLOCK, W. (1996). The terrestrial arthropod fauna of the Byers Peninsula, Livingston Island, South Shetland Islands – Collembola. *Polar Biology* 16: 257-259.
- CONVEY, P., PUGH, P. J., JACKSON, C., MURRAY, A. W., RUHLAND, C. T., XIONG, F. S. & DAY, T. A. (2002). Response of Antarctic terrestrial microarthropods to long-term climate manipulations. *Ecology* 83 (11): 3130-3140.
- DALLAI, R., MALATESTA, E. & FOCARDI, S. (1988). On two Antarctic Collembola *Gressittacantha terranova* and *Friesea grisea*. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 25 (3): 365-372.
- DAVIDSON, M. M. & BROADY, P. A. (1996). Analysis of gut contents of *Gomphiocephalus hodgsoni* Carpenter (Collembola: Hypogastruridae) at Cape Geology, Antarctica. *Polar Biology* 16: 463-467.
- DAVIS, R. C. (1981). Structure and function of two Antarctic terrestrial moss communities. *Ecological Monographs* 51 (2): 125-143.

DAY, T. A., RUHLAND, C. T., STRAUSS, S. L., PARK, J. H., KRIEG, M. L., KRNA, M. A. & BRYANT, D. M. (2009). Response of plants and the dominant microarthropod, *Cryptopygus antarcticus*, to warming and contrasting precipitation regimes in Antarctic tundra. *Global Change Biology* 15 (7): 1640-1651.

DEHARVENG, L. (1981). Collemboles des Iles Subantarctiques de l'Océan Indien: mission J. Travé 1972-1973. Biologie des sols. *Comité National Français des Recherches Antarctiques* 48: 33-108.

DOWNIE, R. H., CONVEY, P., MCINNES, S. J. & PUGH, P. J. A. (2000). The non-marine invertebrate fauna of Deception Island (Maritime Antarctic): a baseline for a comprehensive biodiversity database. *Polar Record* 36 (199): 297-304.

ELNITSKY, M. A., BENOIT, J. B., DENLINGER, D. L. & LEE, R. E. (2008). Desiccation tolerance and drought acclimation in the Antarctic collembolan *Cryptopygus antarcticus*. *Journal of Insect Physiology* 54: 1432-1439.

EVERATT, M. J., CONVEY, P., WORLAND, M. R., BALE, J. S. & HAYWARD, S. A. L. (2013a). Heat tolerance and physiological plasticity in the Antarctic collembolan, *Cryptopygus antarcticus*, and mite, *Alaskozetes antarcticus*. *Journal of Thermal Biology* 38: 264-271.

EVERATT, M. J., WORLAND, M. R., CONVEY, P., BALE, J. S. & HAYWARD, S. A. (2013b). The impact of salinity exposure on survival and temperature tolerance of the Antarctic collembolan *Cryptopygus antarcticus*. *Physiological Entomology* 38: 202-210.

FANCIULLI, P. P., SUMMA, D., DALLAI, R. & FRATI, F. (2001). High levels of genetic variability and population differentiation in *Gressittacantha terranova* (Collembola, Hexapoda) from Victoria Land, Antarctica. *Antarctic Science* 13 (3): 246-254.

FRATI, F. & CARAPELLI, A. (1999). An assessment of the value of nuclear and mitochondrial genes in elucidating the origin and evolution of *Isotoma klovstadi* Carpenter (Insecta, Collembola). *Antarctic Science* 11 (02): 160-174.

FRATI, F. & DELL'AMPIO, E. (2000). Molecular phylogeny of three subfamilies of the Neanuridae (Insecta, Collembola) and the position of the antarctic species *Friesea grisea* Schäffer. *Pedobiologia* 44: 342-360.

FRATI, F., FANCIULLI, P. P., CARAPELLI, A. & DALLAI, R. (1997). The Collembola of northern Victoria Land (Antarctica): Distribution and ecological remarks. *Pedobiologia* 41 (1): 50-55.

FRATI, F., FANCIULLI, P. P., CARAPELLI, A., DELL'AMPIO, E., NARDI, F., SPINSANTI, G. & DALLAI, R. (2000). DNA sequence analysis to study the evolution of Antarctic Collembola. *Italian Journal of Zoology* 67 (1): 133-139.

FRATI, F., SPINSANTI, G. & DALLAI, R. (2001). Genetic variation of mtCOII gene sequences in the collembolan *Isotoma klovstadi* from Victoria Land, Antarctica: evidence for population differentiation. *Polar Biology* 24: 934-940.

GABRIEL, A. G. A., CHOWN, S. L., BARENDSE, J., MARSHALL, D. J., MERCER, R. D., PUGH, P. J. A. & SMITH, V. R. (2001). Biological invasions of Southern Ocean islands: the Collembola of Marion Island as a test of generalities. *Ecography* 24 (4): 421-430.

GREENSLADE, P. (1986). Additions to the Collembolan fauna of Heard Island. *Records of the South Australian Museum* 19: 91-96.

GREENSLADE, P. (1995). Collembola from the Scotia Arc and Antarctic Peninsula including descriptions of two new species and notes on biogeography. *Polskie Pismo Entomologiczne* 64: 305-319.

GREENSLADE, P. (2006). *The Invertebrates of Macquarie Island*. Australian Antarctic Division. Kingston. 344 pp.

GREENSLADE, P. (2010). Collembola fauna of the South Shetland Islands revisited. *Antarctic Science* 22 (3): 233-242.

GREENSLADE, P. (2015). Synonymy of two monobasic Anurophorinae genera (Collembola: Isotomidae) from the Antarctic Continent. *New Zealand Entomologist* 3 (2): 134-141.

GREENSLADE, P. & CONVEY, P. (2012). Exotic Collembola on subantarctic islands: pathways, origins and biology. *Biological Invasions* 14: 405-417.

GREENSLADE, P. & DEHARVENG, L. (1997). Revision of *Friesea* species (Collembola: Neanuridae) of Australia and offshore islands, with biogeographical notes and key to species. *Invertebrate Taxonomy* 11: 321-331.

GREENSLADE, P. & POTAPOV, M. (2008). A new genus and species of Isotominae (Collembola: Isotomidae) from cushion plants on sub-Antarctic Macquarie Island. *Kanunnah* 2: 87-97.

GREENSLADE, P. & POTAPOV, M. (2015). Biology, affinity and description of an unusual aquatic new genus and species of Isotomidae (Collembola) from high altitude lakes in Tasmania. *European Journal of Entomology* 112 (2): 334-343.

GREENSLADE, P. & VAN KLINKEN, R. D. (1994). Marine littoral and coastal Collembola on the subantarctic Macquarie Island. *Acta Zoologica Fennica* 195: 58-61.

GREENSLADE, P. & WISE, K. A. J. (1984). Additions to the collembolan fauna of the Antarctic. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 108 (4): 203-205.

GREENSLADE, P. & WISE, K. A. J. (1986a). Additions to the collembolan fauna of the Antarctic. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 108: 203-205.

GREENSLADE, P. & WISE, K. A. J. (1986b). Collembola of Macquarie Island. *Records of the Auckland Institute and Museum* 23: 67-97.

GREENSLADE, P., BOYER, S. & WRATTEN, S. (2013). New records of springtails in New Zealand pasture: how well are our pastoral invertebrates known?. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 56 (2): 93-101.

GREENSLADE, P., IRESON, J. & SKARŻYŃSKI, D. (2014). Biology and key to the Australian species of *Hypogastura* and *Ceratophysella* (Collembola: Hypogastruridae). *Austral Entomology* 53: 53-74.

GREENSLADE, P., POTAPOV, M., RUSSELL, D. & CONVEY, P. (2012). Global Collembola on Deception Island. *Journal of Insect Science* 12: III.

GREENSLADE, P., STEVENS, M. I., TORRICELLI, G. & D'HAESE, C. A. (2011). An ancient Antarctic endemic genus restored: morphological and molecular support for *Gomphiocephalus hodgsoni* (Collembola: Hypogastruridae). *Systematic Entomology* 36: 223-240.

GRESSITT, J. L. (1967). Notes on Arthropod Populations in the Antarctic Peninsula -South Shetland Islands- South Orkney Islands Area. *Antarctic Research Series* 10: 373-392.

GRESSITT, J. L. & WEBER, N. A. (1959). Bibliographic introduction to Antarctic-Subantarctic Entomology. *Pacific Insects* 1 (4): 441-480.

GRESSITT, J. L., LEECH, R. E. & WISE, K. A. J. (1963). Entomological investigations in Antarctica. *Pacific Insects* 5 (1): 287-304.

HACK, W. H. (1949). Nota sobre un colémbolo de la Antártida Argentina *Achorutes viaticus* Tullberg. *Notas del Museo de La Plata* 14:211-212.

HARRISSON, P. M., ROTHERY, P. & BLOCK, W. (1991). Drying processes in the Antarctic collembolan *Cryptopygus antarcticus* (Willem). *Journal of Insect Physiology* 37 (12): 883-890.

HAWES, T. C. (2011). Rafting in the Antarctic springtail, *Gomphiocephalus hodgsoni*. *Antarctic Science* 23 (05): 456-460.

HAWES, T. C. (2016). Micro-terraforming by Antarctic springtails (Hexapoda: Entognatha). *Journal of Natural History* 50 (13-14): 817-831.

HAWES, T. C. & GREENSLADE, P. (2013). The aerial invertebrate fauna of subantarctic Macquarie Island. *Journal of Biogeography* 40: 1501-1511.

HAWES, T. C., BALE, J. S., WORLAND, M. R. & CONVEY, P. (2008). Trade-offs between microhabitat selection and physiological plasticity in the Antarctic springtail, *Cryptopygus antarcticus* (Willem). *Polar Biology* 31 (6): 681-689.

HAWES, T. C., MARSHALL, C. J. & WHARTON, D. A. (2011). Antifreeze proteins in the Antarctic springtail, *Gressittacantha terranova*. *Journal of Comparative Physiology B* 181 (6): 713-719.

HAWES, T. C., MARSHALL, C. J. & WHARTON, D. A. (2012). Ultraviolet radiation tolerance of the Antarctic springtail, *Gomphiocephalus hodgsoni*. *Antarctic Science* 24 (02): 147-153.

HAWES, T. C., TORRICELLI, G. & STEVENS, M. I. (2010). Haplotype diversity in the Antarctic springtail *Gressittacantha terranova* at fine spatial scales-a Holocene twist to a Pliocene tale. *Antarctic Science* 22 (06): 766-773.

HAWES, T. C., WORLAND, M. R., CONVEY, P. & BALE, J. S. (2007). Aerial dispersal of springtails on the Antarctic Peninsula: implications for local distribution and demography. *Antarctic Science* 19 (1): 3-10.

HAYWARD, S. A. L., BALE, J. S., WORLAND, M. R. & CONVEY, P. (2001). Influence of temperature on the hygropreference of the Collembolan, *Cryptopygus antarcticus*, and the mite, *Alaskozetes antarcticus* from the maritime Antarctic. *Journal of Insect Physiology* 47 (1): 11-18.

HAYWARD, S. A. L., WORLAND, M. R., CONVEY, P. & BALE, J. S. (2003). Temperature preferences of the mite, *Alaskozetes antarcticus*, and the collembolan, *Cryptopygus antarcticus* from the maritime Antarctic. *Physiological Entomology* 28 (2): 114-121.

HAYWARD, S. A. L., WORLAND, M. R., CONVEY, P., & BALE, J. S. (2004). Habitat moisture availability and the local distribution of the Antarctic Collembola *Cryptopygus antarcticus* and *Friesea grisea*. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 927-934.

HOGG, I. D. & STEVENS, M. I. (2002). Soil Fauna of Antarctic Coastal Landscapes. In: Beyer, L. & Bölter, M. (Eds.). *Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes. Ecological Studies*, vol 154: 265-282. Springer-Verlag, Berlin.

HUGO, E. A., CHOWN, S. L. & MCGEOCH, M. A. (2006). The microarthropods of sub-Antarctic Prince Edward Island: a quantitative assessment. *Polar Biology* 30: 109-119.

HUGO, E. A., MCGEOCH, M. A., MARSHALL, D. J. & CHOWN, S. L. (2004). Fine scale variation in microarthropod communities inhabiting the keystone species *Azorella selago* on Marion Island. *Polar Biology* 27 (8): 466-473.

JANETSCHKE, H. (1963). On the terrestrial fauna of the Ross-Sea area, Antarctica (preliminary report). *Pacific Insects* 5 (1): 305-311.

JANETSCHEK, H. (1967a). Arthropod Ecology of South Victoria Land. *Antarctic Research Series* 10: 205-293.

JANETSCHEK, H. (1967b). Growth and Maturity of the Springtail, *Gomphiocephalus hodgsoni* Carpenter, from South Victoria Land and Ross Island. *Antarctic Research Series* 10: 295-305.

JANION, C., WORLAND, M. R. & CHOWN, S. L. (2009). Assemblage level variation in springtail lower lethal temperature: the role of invasive species on sub-Antarctic Marion Island. *Physiological Entomology* 34 (3): 284-291.

KENNEDY, A. D. (1994). Simulated climate change: a field manipulation study of polar microarthropod community response to global warming. *Ecography* 17 (2): 131-140.

KEVAN, P. (1978). Anthophilous springtails (Collembola) from the Alaskan north slope, from Signy Island. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 15 (3): 373-378.

LEE, R. E. & BAUST, J. G. (1981). Seasonal patterns of cold-hardiness in Antarctic terrestrial arthropods. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 70 (4): 579-582.

LEINAAS, H. P., SLABBER, S. & CHOWN, S. L. (2009). Effects of thermal acclimation on water loss rate and tolerance in the collembolan *Pogonognathellus flavescens*. *Physiological Entomology* 34 (4): 325-332.

MATALONI, G., GARRAZA, G. G., BÖLTER, M., CONVEY, P. & FERMANI, P. (2010). What shapes edaphic communities in mineral and ornithogenic soils of Cierva Point, Antarctic Peninsula?. *Polar Science* 4 (2): 405-419.

MATEOS, E. & GREENSLADE, P. (2015). Towards understanding *Lepidocyrtus* Bourlet, 1839 (Collembola, Entomobryidae) I: diagnosis of the subgenus *Setogaster*, new records and redescrptions of species. *Zootaxa* 4044 (1): 105-129.

MCGAUGHRAN, A. & HOLLAND, B. R. (2010). Testing the effect of metabolic rate on DNA variability at the intra-specific level. *PloS one* 5 (3): e9686.

MCGAUGHRAN, A., CONVEY, P., REDDING, G. P. & STEVENS, M. I. (2010a). Temporal and spatial metabolic rate variation in the Antarctic springtail *Gomphiocephalus hodgsoni*. *Journal of Insect Physiology* 56 (1): 57-64.

MCGAUGHRAN, A., CONVEY, P., STEVENS, M. I. & CHOWN, S. L. (2010b). Metabolic rate, genetic and microclimate variation among springtail populations from sub-Antarctic Marion Island. *Polar Biology* 33 (7): 909-918.

- MCGAUGHRAN, A., HOGG, I. D. & CONVEY, P. (2011a). Extended ecophysiological analysis of *Gomphiocephalus hodgsoni* (Collembola): flexibility in life history strategy and population response. *Polar Biology* 34 (11): 1713-1725.
- MCGAUGHRAN, A., HOGG, I. D. & STEVENS, M. I. (2008). Patterns of population genetic structure for springtails and mites in southern Victoria Land, Antarctica. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46 (2): 606-618.
- MCGAUGHRAN, A., REDDING, G. P., STEVENS, M. I. & CONVEY, P. (2009). Temporal metabolic rate variation in a continental Antarctic springtail. *Journal of Insect Physiology* 55 (2): 130-135.
- MCGAUGHRAN, A., STEVENS, M. I., HOGG, I. D. & CARAPELLI, A. (2011b). Extreme Glacial Legacies: A Synthesis of the Antarctic Springtail Phylogeographic Record. *Insects* 2: 62-82.
- MCGAUGHRAN, A., STEVENS, M. I. & HOLLAND, B. R. (2010c). Biogeography of circum-Antarctic springtails. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 48-58.
- MCGAUGHRAN, A., TORRICELLI, G., CARAPELLI, A., FRATI, F., STEVENS, M. I., CONVEY, P. & HOGG, I. D. (2010d). Contrasting phylogeographical patterns for springtails reflect different evolutionary histories between the Antarctic Peninsula and continental Antarctica. *Journal of Biogeography* 37: 103-119.
- MCGEOCH, M. A., LE ROUX, P. C., HUGO, E. A. & CHOWN, S. L. (2006). Species and community responses to short-term climate manipulation: Microarthropods in the sub-Antarctic. *Austral Ecology* 31 (6): 719-731.
- MERCER, R. D., GABRIEL, A. G. A., BARENDSE, J., MARSHALL, D. J. & CHOWN, S. L. (2001). Invertebrate body sizes from Marion Island. *Antarctic Science* 13 (02): 135-143.
- MEYER-ROCHOW, V. B., REID, W. A., & GAL, J. (2005). An ultrastructural study of the eye of *Gomphiocephalus hodgsoni*, a collembolan from Antarctica. *Polar Biology* 28: 111-118.
- MONTIEL, P. O. (1998). Profiles of soluble carbohydrates and their adaptive role in maritime Antarctic terrestrial arthropods. *Polar Biology* 19 (4): 250-256.
- MYBURGH, M., CHOWN, S. L., DANIELS, S. R. & VAN VUUREN, B. J. (2007). Population structure, propagule pressure, and conservation biogeography in the sub-Antarctic: lessons from indigenous and invasive springtails. *Diversity and Distributions* 13 (2): 143-154.
- NOLAN, L., HOGG, I. D., STEVENS, M. I. & HAASE, M. (2006). Fine scale distribution of mtDNA haplotypes for the springtail *Gomphiocephalus hodgsoni* (Collembola) corresponds to an ancient shoreline in Taylor Valley, continental Antarctica. *Polar Biology* 29 (10): 813-819.

- OHYAMA, Y. & HIRUTA, S. (1995). The terrestrial arthropods of Sør Rondane in eastern Dronning Maud Land, Antarctica, with biogeographical notes. *Polar Biology* 15: 341-347.
- POTAPOV, M. (1991). *Antarctophorus*: a new genus of Isotomidae (Collembola) from Antarctica. *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol* 28 (4): 491-495.
- PURAĆ, J., BURNS, B., THORNE, M.A.S, GRUBOR-LAJŠIĆ, G., WORLAND, M.R. & CLARK, M.S. (2008). Cold hardening processes in the Antarctic springtail, *Cryptopygus antarcticus*: clues from a microarray. *Journal of Insect Physiology* 54: 1356-1362.
- PUGH, P. J. & CONVEY, P. (2008). Surviving out in the cold: Antarctic endemic invertebrates and their refugia. *Journal of Biogeography* 35 (12): 2176-2186.
- RASTORGUEFF, P. A., ARNAL, V., MONTGELARD, C., MONSANTO, D. M., GROENEWALD, C. W., HADDAD, W. A., DUBOIS, M. P. & VAN VUUREN, B. J. (2016). Characterization of 21 polymorphic microsatellite loci for the collembolan *Cryptopygus antarcticus travei* from the sub-Antarctic Prince Edward Islands. *Biochemical Systematics and Ecology* 64: 136-141.
- RICHARD, K. J., CONVEY, P. & BLOCK, W. (1994). The terrestrial arthropod fauna of the Byers Peninsula, Livingston Island, South Shetland Islands. *Polar Biology* 14: 371-379.
- ROTHERY, P. & BLOCK, W. (1992). Characterizing supercooling point-distributions. *Cryo-Letters* 13 (3): 193-198.
- RUSSELL, D. J., HOHBERG, K., POTAPOV, M., BRUCKNER, A., OTTE, V. & CHRISTIAN, A. (2014). Native terrestrial invertebrate fauna from the northern Antarctic Peninsula: new records, state of current knowledge and ecological preferences - Summary of a German federal study. *Soil Organisms* 86 (1): 1-58.
- SALMON, J. T. (1962). A new species and redescription of Collembola from Antarctica. *Pacific Insects* 4 (4): 887-894.
- SCHALLER, F. & KOPESZKI, H. (1991). Zur Biologie von *Cryptopygus antarcticus* (Willem 1902). *Sitzungsber Österr Akad Wiss math-nat Kl Abt I* 198: 217-228.
- SCHULTE, G. G., ELNITSKY, M. A., BENOIT, J. B., DENLINGER, D. L. & LEE, R. E. (2008). Extremely large aggregations of collembolan eggs on Humble Island, Antarctica: a response to early seasonal warming?. *Polar Biology* 31: 889-892.
- SINCLAIR, B. J. (2001). On the distribution of terrestrial invertebrates at Cape Bird, Ross Island, Antarctica. *Polar Biology* 24 (6): 394-400.

- SINCLAIR, B. J. (2002). Effects of increased temperatures simulating climate change on terrestrial invertebrates on Ross Island, Antarctica. *Pedobiologia* 46 (2): 150-160.
- SINCLAIR, B. J. & CHOWN, S. L. (2002). Haemolymph osmolality and thermal hysteresis activity in 17 species of arthropods from sub-Antarctic Marion Island. *Polar Biology* 25 (12): 928-933.
- SINCLAIR, B. J. & SJURSEN, H. (2001a). Cold tolerance of the Antarctic springtail *Gomphiocephalus hodgsoni* (Collembola, Hypogastruridae). *Antarctic Science* 13 (03): 271-279.
- SINCLAIR, B. J. & SJURSEN, H. (2001b). Terrestrial invertebrate abundance across a habitat transect in Keble Valley, Ross Island, Antarctica. *Pedobiologia* 45 (2): 134-145.
- SINCLAIR, B. J. & STEVENS, M. I. (2006). Terrestrial microarthropods of Victoria Land and Queen Maud Mountains, Antarctica: Implications of climate change. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 3158-3170.
- SINCLAIR, B. J., KLOK, J. C., SCOTT, M. B., TERBLANCHE, J. S. & CHOWN, S. L. (2003). Diurnal variation in supercooling points of three species of Collembola from Cape Hallett, Antarctica. *Journal of Insect Physiology* 49: 1049-1061.
- SINCLAIR, B. J., SCOTT, M. B., KLOCK, C. J., TERBLANCHE, J. S., MARSHALL, D. J., REYERS, B. & CHOWN, S. L. (2006a). Determinants of terrestrial arthropod community composition at Cape Hallett, Antarctica. *Antarctic Science* 18 (03): 303-312.
- SINCLAIR, B. J., TERBLANCHE, J. S., SCOTT, M. B., BLATCH, G. L., KLOCK, C. J. & CHOWN, S. L. (2006b). Environmental physiology of three species of Collembola at Cape Hallett, North Victoria Land, Antarctica. *Journal of Insect Physiology* 52: 29-50.
- SLABBER, S., WORLAND, M. R., LEINAAS, H. P. & CHOWN, S. L. (2007). Acclimation effects on thermal tolerances of springtails from sub-Antarctic Marion Island: indigenous and invasive species. *Journal of Insect Physiology* 53 (2): 113-125.
- SØMME, L. (1980). Terrestrial arthropods from Vestfjella, Dronning Maud Land (Acari, Collembola), with notes on their taxonomy. *Insect Systematics & Evolution* 11 (1): 61-64.
- SØMME, L. (1985). Ecological studies on *Cryptopygus sverdrupi* from Muhlig-Hofmannfjella, Antarctica. *Cryo-Letters* 6 (6): 392-393.
- SØMME, L. (1986). Ecology of *Cryptopygus sverdrupi* (Insecta: Collembola) from Dronning Maud Land, Antarctica. *Polar biology* 6 (3): 179-184.
- SØMME, L. & BLOCK, W. (1982). Cold hardiness of Collembola at Signy Island, maritime Antarctic. *Oikos* 38 (2): 168-176.

STEVENS, M. I., & HOGG, I. D. (2002). Expanded distributional records of Collembola and Acari in southern Victoria Land, Antarctica. *Pedobiologia* 46: 485-495.

STEVENS, M. I. & HOGG, I. D. (2003). Long-term isolation and recent range expansion from glacial refugia revealed for the endemic springtail *Gomphiocephalus hodgsoni* from Victoria Land, Antarctica. *Molecular Ecology* 12 (9): 2357-2369.

STEVENS, M. I. & HOGG, I. D. (2006). Contrasting levels of mitochondrial DNA variability between mites (Penthalodidae) and springtails (Hypogastruridae) from the Trans-Antarctic Mountains suggest long-term effects of glaciation and life history on substitution rates, and speciation processes. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 3171–3180.

STEVENS, M. I., FJELLBERG, A., GREENSLADE, P., HOGG, I. D., & SUNNUCKS, P. (2006). Redescription of the Antarctic springtail *Desoria klovstadi* using morphological and molecular evidence. *Polar Biology* 29 (10): 820-830.

STEVENS, M. I., FRATI, F., MCGAUGHRAN, A., SPINSANTI, G. & HOGG, I. D. (2007). Phylogeographic structure suggests multiple glacial refugia in northern Victoria Land for the endemic Antarctic springtail *Desoria klovstadi* (Collembola, Isotomidae). *Zoologica Scripta* 36: 201–212.

STEVENS, M. I., GREENSLADE, P., HOGG, I. D. & SUNNUCKS, P. (2005). Southern Hemisphere Springtails: Could Any Have Survived Glaciation of Antarctica? *Molecular Biology and Evolution* 23 (5): 874-882.

STRONG, J. (1967). Ecology of terrestrial arthropods at Palmer station, Antarctic Peninsula. *Antarctic Research Series* 10: 357-371.

TEJEDO, P., BENAYAS, J., CAJIAO, D., ALBERTOS, B., LARA, F., PERTIERRA, L. R., ANDRÉS-ABELLÁN, M., WIC, C., LUCIÁÑEZ, M. J., ENRÍQUEZ, N., JUSTEL, A. & RECK, G. K. (2016). Assessing environmental conditions of Antarctic footpaths to support management decisions. *Journal of Environmental Management* 177: 320-330.

TEJEDO, P., JUSTEL, A., BENAYAS, J., RICO, E., CONVEY, P. & QUESADA, A. (2009). Soil trampling in an Antarctic Specially Protected Area: tools to assess levels of human impact. *Antarctic Science* 21 (03): 229-236.

TERAUDS, A., CHOWN, S. L. & BERGSTROM, D. M. (2011). Spatial scale and species identity influence the indigenous - alien diversity relationship in springtails. *Ecology* 92 (7): 1436-1447.

TILBROOK, P. J. (1967a). Arthropod Ecology in the Maritime Antarctic. *Antarctic Research Series* 10: 331-356.

TILBROOK, P. J. (1967b). The terrestrial invertebrate fauna of the Maritime Antarctic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 252: 261-278.

TORRICELLI, G., CARAPELLI, A., CONVEY, P., NARDI, F., BOORE, J. L. & FRATI, F. (2010a). High divergence across the whole mitochondrial genome in the "pan-Antarctic" springtail *Friesea grisea*: Evidence for cryptic species?. *Gene* 449 (1): 30-40.

TORRICELLI, G., FRATI, F., CONVEY, P., TELFORD, M. & CARAPELLI, A. (2010b). Population structure of *Friesea grisea* (Collembola, Neanuridae) in the Antarctic Peninsula and Victoria Land: evidence for local genetic differentiation of pre-Pleistocene origin. *Antarctic Science* 22 (06): 757-765.

USHER, M. B. & BOOTH, R. G. (1984). Arthropod communities in a maritime Antarctic moss-turf habitat: three-dimensional distribution of mites and Collembola. *Journal of Animal Ecology* 53 (2): 427-441.

USHER, M. B. & EDWARDS, M. (1984). The terrestrial arthropods of the grass sward of Lynch Island, a specially protected area in Antarctica. *Oecologia* 63 (1): 143-144.

WAHLGREN, E. (1906). Antarktische und Subantarktische Collembolen gesammelt von der schwedischen Sudpolarexpedition. *Wissenschaftliche Ergebnisse Schwedischen Sudpolar Expedition 1901-1903 V Zoologie I* 9: 1-22.

WALLWORK, J. A. (1973). Zoogeography of some terrestrial micro-Arthropoda in Antarctica. *Biological Reviews* 48: 233-259.

WASLEY, J., MOONEY, T. J. & KING, C. K. (2015). Soil Invertebrate Community Change over Fuel-Contaminated sites on a Subantarctic Island: An Ecological Field-Based Line of Evidence for Site Risk Assessment. *Integrated Environmental Assessment and Management* 12 (2): 306-314.

WEINER, W. M. (1980). *Friesea woyciechowskii* sp. n. (Collembola, Neanuridae) from King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Polskie Pismo Entomologiczne* 50: 491-495.

WEST, C. C. (1984). Micro-arthropod and plant species associations in two subantarctic terrestrial communities. *Oikos* 42 (1): 66-73.

WILLEM, V. (1901). Les Collemboles recueillis par l'Expédition antarctique belge. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 45: 260-262.

WISE, K. A. J. (1967). Collembola (springtails). *Antarctic Research Series* 10: 123-148.

WISE, K. A. J. (1971). The Collembola of Antarctica. *Pacific Insects Monograph* 25: 57-74.

WISE, K. A. J. & SHOUP, J. L. (1967). Distribution of Collembola at Cape Hallett. *Antarctic Research Series* 10: 325-330.

WISE, K. A. J., FEARON, C. E. & WILKES, O. R. (1964). Entomological investigations in Antarctica, 1962-63 season. *Pacific Insects* 6: 541-570.

WORLAND, M. R. (2005). Factors that influence freezing in the sub-Antarctic springtail *Tullbergia antarctica*. *Journal of Insect Physiology* 51 (8): 881-894.

WORLAND, M. R. & CONVEY, P. (2001). Rapid cold hardening in Antarctic microarthropods. *Functional Ecology* 15 (4): 515-524.

WORLAND, M. R., & CONVEY, P. (2008). The significance of the moult cycle to cold tolerance in the Antarctic collembolan *Cryptopygus antarcticus*. *Journal of Insect Physiology* 54: 1281-1285.

WORLAND, M. R. & LUKEŠOVÁ, A. (2000). The effect of feeding on specific soil algae on the cold-hardiness of two Antarctic micro-arthropods (*Alaskozetes antarcticus* and *Cryptopygus antarcticus*). *Polar Biology* 23: 766-777.

WORLAND, M. R., CONVEY, P. & LUKEŠOVÁ, A. (2000). Rapid cold hardening: A gut feeling. *CryoLetters* 21: 315-324.

WORLAND, M. R., LEINAAS, H. P. & CHOWN, S. L. (2006). Supercooling point frequency distributions in Collembola are affected by moulting. *Functional Ecology* 20: 323–329.

WYNN-WILLIAMS, D. D. (1985). The biota of a lateral moraine and hinterland of the Blue Glacier, South Victoria Land, Antarctica. *British Antarctic Survey Bulletin* 66: 1-5.

ANEXO 3. LISTA DE SINÓNIMOS Y COMBINACIONES DE LAS ESPECIES IDENTIFICADAS EN LA ANTÁRTIDA MARÍTIMA EN ESTE ESTUDIO

***Ceratophysella succinea* (Gisin, 1949)**

Hypogastrura succinea Gisin, 1949

***Hypogastrura viatica* (Tullberg, 1872)**

Podura obscure caerulea Olafsen & Povelsen, 1772

Podura humicola Fabricius, 1780

Podura viatica Geoffroy, 1785

Achorutes dubius Templeton, 1835

Hypogastrura aquatica Bourlet, 1839

Podura similata Nicolet, 1841

Podura cellaris Nicolet, 1842

Podura cyanocephala Nicolet, 1842

Hypogastrura fuscoviridis Bourlet, 1842

Hypogastrura murorum Bourlet, 1842

Hypogastrura murorum Bourlet, 1843

Podura similata Nicolet, 1842

Hypogastrura muralis Bourlet, 1843

Achorutes murorum (Bourlet): Lucas, 1844

Podura Nicoleti (sic) Nicolet, 1847

Achorutes viaticus Tullberg, 1872

Achorutes humicola Meinert, 1895

Achorutes similutas (sic) Carl, 1899

Achorutes viatica var. *inermis* Axelson, 1905

Achorutes viaticus var. *maculosa* Axelson, 1905

Achorutes viaticus f. *trispina* Axelson, 1905

Hypogastrura viatica (Tullberg): Becker, 1910

Achorutes subviaticus Bagnall, 1941

Achorutes subviaticus var. *coerulescens* Bagnall, 1941

Achorutes subviaticus var. *virescens* Bagnall, 1941

Achorutes pseudoviaticus Bagnall, 1941

Achorutes titahiensis Salmon, 1943

Achorutes pseudoviaticus Bagnall, 1947

Achorutes subviaticus Bagnall, 1947

Neogastrura viatica (Tullberg): Stach, 1949

Achorutes sub-viaticus (sic): Busvine, 1951

Hypogastrura antarctica Salmon, 1962: Wise, 1971 nov. syn.

***Friesea grisea* (Schäffer, 1891)**

Tullbergia grisea Schäffer, 1891

Pseudotullbergia grisea Schäffer, 1897

Achorutoides antarcticus Willem, 1901: Wahlgren, 1906 nov. syn.

Achorutoïdes (sic) *antarcticus* Willem, 1901

***Friesea woyciechowskii* Weiner, 1980**

Friesea woyciechowski (sic): Greenslade, 1996

***Deuteraphorura cebennaria* (Gisin, 1956)**

Onychiurus cebennarius Gisin, 1956

***Protaphorura fimata* (Gisin, 1952)**

Onychiurus fimatus Gisin, 1952

Protaphorura fimata (Gisin): Salmon, 1964

Protaphorura armata: Greenslade, 1990

Onychiurus sp.: Greenslade, 1990

***Mesaphorura macrochaeta* Rusek, 1976**

Metaphorura affinis forma B Ellis, 1976

Tullbergia krausbaueri: Petersen, 1971

Tullbergia krausbaueri: Greenslade, 1992

Mesaphorura (*krausbaueri*-group) sp.: Greenslade, 1990

***Tullbergia mixta* Wahlgren, 1906**

Tillieria penai Weiner & Najt, 1994: Greenslade, 2010 nov. syn.

***Archisotoma brucei* (Carpenter, 1907)**

Isotoma brucei Carpenter, 1907

Archisotoma Brucei (sic): Delamare Deboutteville, 1948

Archisotoma Brucei (sic): Cassagnau, 1957

***Cryptopygus antarcticus antarcticus* Willem, 1902**

Cryptopygus crassus Carpenter, 1907

Cryptopygus nanjiensis Yue & Tamura, 2001: Greenslade, 2010 nov. syn.

***Folsomotoma octooculata* (Willem, 1901)**

Isotoma octo-oculata Willem, 1901

Isotoma octo-oculata (sic) Willem, 1902

Isotoma octo-oculata subspec. *keguelensis* Enderlein, 1903

Isotoma octo-oculata Wahlgren, 1906

Isotoma octo-oculata var. *gracialis* Carpenter, 1907

Isotoma octo-oculata (sic): Womersley, 1937

Isotoma masatierrae Stach, 1947

Isotoma octooculata: Denis, 1947

Parisotoma octo-oculata (sic): Salmon, 1949

Parisotoma octooculata (Willem, 1901): Salmon 1949

Parisotoma octo-oculata forma *principalis* Salmon, 1949

Parisotoma octo-oculata subsp. *gracilis* Salmon, 1949

Parisotoma octo-oculata subsp. *keguelensis* Salmon, 1949

Parisotoma octo-oculata subsp. *ovata* Salmon, 1949

Parisotoma octo-oculata: Brown, 1964

Parisotoma octo-oculata (sic): Salmon, 1964

Parisotoma octooculata: Wise, 1964

Parisotoma octooculata ovata: Wise, 1964

Isotoma 8-oculata (sic): Deharveng, 1981

Isotoma (Folsomotoma) octooculata Willem, 1901: Greenslade, 1995 nov. comb.

***Folsomotoma punctata* (Wahlgren, 1906)**

Isotoma punctata Wahlgren, 1906

Isotoma (Sorensia) punctata Wahlgren, 1906

Sorensia dreuxi Delamare Deboutteville, 1996: Deharveng, 1981 nov. syn.

Isotoma (Folsomotoma) punctata Wahlgren, 1906: Greenslade, 1986 nov. comb.

***Mucrosomia caeca* (Wahlgren, 1906)**

Cryptopygus caecus Wahlgren, 1906

Folsomia fimetaroides Womersley, 1934

Parafolsomia litorea Salmon, 1949

Isotomina nerudai Rapoport & Rubio, 1963

Isotomina zenderi Winter, 1963

***Proisotoma minuta* (Tullberg, 1871)**

Isotoma pallida Moniez, 1893

Isotoma stagnalis Willem, 1900

Isotoma tenebricola Willem, 1901

Isotoma tagnales (sic) Dekinesh, 1991

Isotoma stagnalis var? *tenebricola* Willem, 1900

Isotoma (Proisotoma) stagnalis f. *principalis* Börner, 1901

Isotoma stscherbakowi Börner, 1901

Isotoma tscherbakow(sic) Dekinesh, 1991

Isotoma clavipila Handschin: E in Dahl, F, 1929

Isotoma clavipila Gisin, 1960

- Isotoma minima* Guthrie, 1903: Absolon, 1901
- Isotoma minuta* var. *palermitana* Börner, 1903
- Isotoma lineata* Wahlgren, 1906
- Isotoma troglodytica* Rainbow, 1907
- Proisotoma oeensis* var. *mauretanica* Handchin, 1925
- Isotoma troglodytes* (sic) Wolf, 1934
- Proisotoma guthriei* Linnaniemi, 1912
- Folsomia guthrei* (sic): Scott, 1942
- Folsomia guthrieri* (sic): Yosii, 1959
- Proisotoma oeensis* Caroli, 1914
- Isotomina oeenensis* (sic): Stach, 1947
- Isotomina ooensis* (sic): Salmon, 1964
- Proisotoma minuta* f. *inermis* Denis, 1931
- Proisotoma minuta* f. *meridionalis* Denis, 1931
- Proisotoma minuta* f. *principalis* Denis, 1931
- Isotoma wahlgreni* Salmon, 1964
- Proisotoma minuta* ssp. *rhopalotricha* Massoud & Rapoport, 1968
- Proisotoma?* sp.: Greenslade, 1987
- Proisotoma* sp.: Greenslade, 1990
- Parisotoma (lapsus) minutea* (sic): Frenot et al., 2005

ANEXO 4. FIGURAS

Figura 1. Abundancia de *H. viatica* en función de la temperatura del suelo en suelos con vegetación (DV-1 a DV-9) y sin vegetación (DS-1 a DS-9), durante el análisis exploratorio de la campaña antártica 2011.

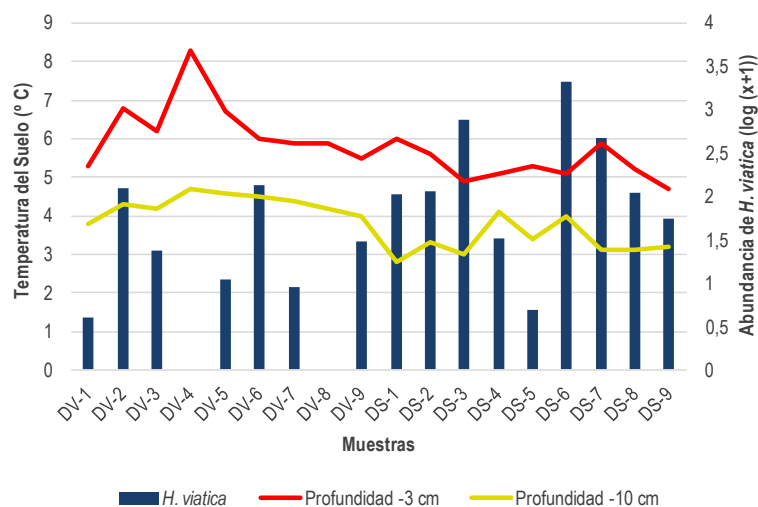


Figura 2. Abundancia de *H. viatica* en función de la resistencia a la penetración del suelo en suelos con vegetación (DV-1 a DV-9) y sin vegetación (DS-1 a DS-9), durante el análisis exploratorio de la campaña antártica 2011.

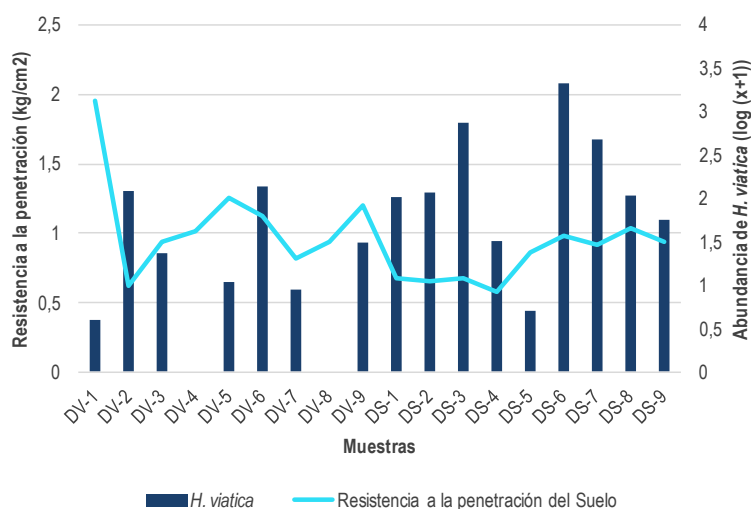


Figura 3. Abundancia de *H. viatica* en función de la cobertura de briófitos en suelos con vegetación (DV-1 a DV-9), durante el análisis exploratorio de la campaña antártica 2011.

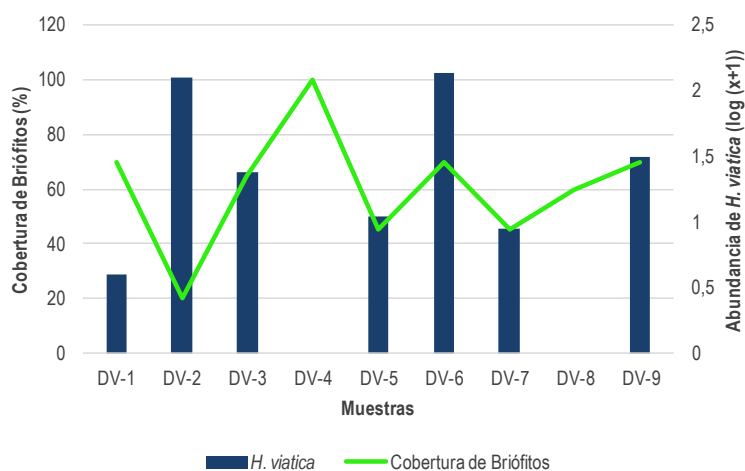


Figura 4. Abundancia de Colémbolos con respecto a la temperatura registrada en el suelo durante las campañas 2009, 2011, 2012 y 2015 en Isla Decepción. Se aporta el logaritmo de la abundancia. Los colores indican el tipo de microhábitat muestreado.

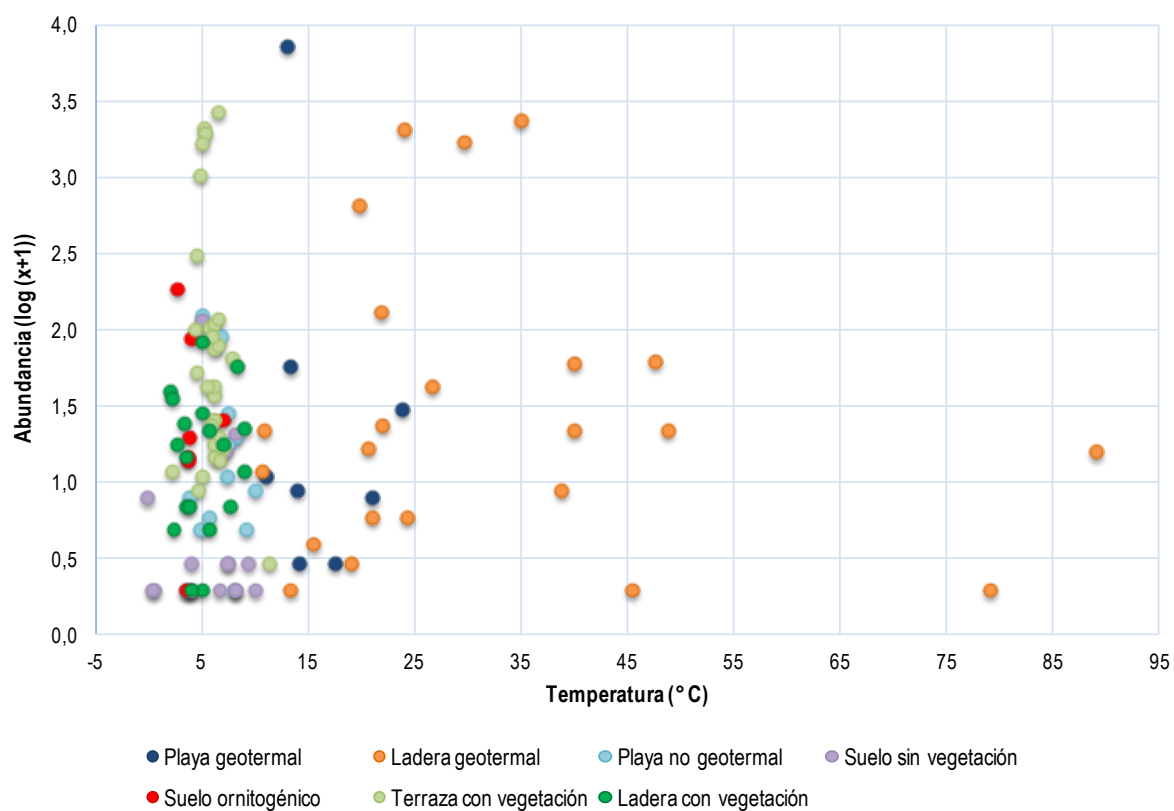


Figura 5. Abundancia de especies en relación a la temperatura registrada en el suelo durante las campañas 2009, 2011, 2012 y 2015 en Isla Decepción. Se aporta el logaritmo de la abundancia.

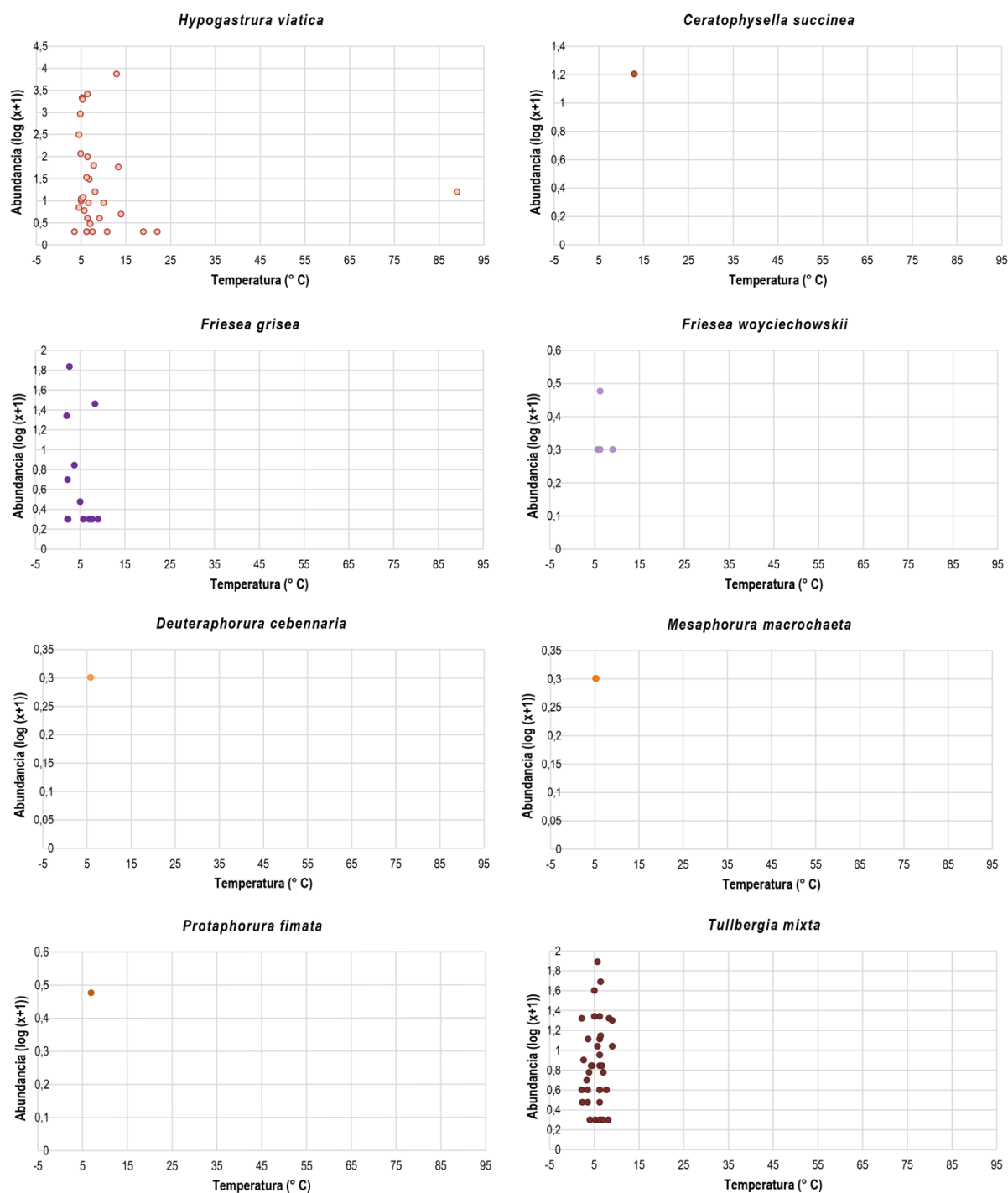


Figura 5. (Continúa).

Figura 5. Abundancia de especies en relación a la temperatura registrada en el suelo durante las campañas 2009, 2011, 2012 y 2015 en Isla Decepción. Se aporta el logaritmo de la abundancia.

